

SÉRIE A. N° 793

N° D'ORDRE

1584

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Lucienne DEHORNE

LICENCIÉE ÈS SCIENCES

1^{re} THÈSE. — LES NAÏDIMORPHES ET LEUR REPRODUCTION ASEXUÉE

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24^{bre} 1916 devant la Commission d'examen.

MM. PRUVOT :

Président.

MOLLIARD

GENTIL

}

Examineurs.

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1916

SÉRIE A. N° 793

N° D'ORDRE

1584

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Lucienne DEHORNE

LICENCIÉE ÈS SCIENCES

1^{re} THÈSE. — LES NAÏDIMORPHES ET LEUR REPRODUCTION ASEXUÉE

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.



Soutenues le

2 Xbre 1916 devant la Commission d'examen.

MM. PRUVOT :

Président.

MOLLIARD

GENTIL

Examineurs.

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1916

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen	P. APPELL, <i>Professeur</i> Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Doyen honoraire	G. DARBOUX — Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires	CH. WOLF. J. RIBAN.

Professeurs	LIPPMANN Physique. BOUTY Physique. BOUSSINESQ Physique mathém. et calcul des probabilités. PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure. Y. DELAGE..... Zoologie, anatomie, physiologie comparée. Gaston BONNIER ... Botanique. DASTRE..... Physiologie. KENIGS Mécanique physique et expérimentale. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral. HALLER Chimie organique. JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.) JANET Physique (Enseignement P. C. N.) WALLERANT Minéralogie. ANDOYER Astronomie. PAINLEVÉ Mécanique rationnelle. HAUG Géologie. HOUSSAY Zoologie. H. LE CHATELIER .. Chimie. Gabriel BERTRAND. . Chimie biologique. M ^{me} P. CURIE Physique générale. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés). C. CHABRIÉ Chimie appliquée. G. URBAIN Chimie. Émile BOREL Théorie des fonctions. MARCHIS Aviation. Jean PERRIN Chimie physique. G. PRUVOT Zoologie, anatomie, physiologie comparée. MATRUCHOT Botanique. ABRAHAM Physique. CARTAN..... Calcul différentiel et calcul intégral. Cl. GUICHARD Mathématiques générales. MOLLIARD Physiologie végétale. N... Application de l'analyse à la géométrie. N... Histologie. N... Géographie physique.
-------------------	---

Professeurs adjoints	PUISEUX Mécanique et astronomie. LEDUC Physique. MICHEL Minéralogie. HÉROUARD Zoologie. Léon BERTRAND ... Géologie. Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.). COTTON Physique. LESPIEAU Chimie. GENTIL Pétrographie. SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.). PEREZ Zoologie (Evolution des êtres organisés).
----------------------------	---

Secrétaire.	D. TOMBECK.
------------------	-------------

LES NAÏDIMORPHES

ET LEUR REPRODUCTION ASEXUÉE

PAR

LUCIENNE DEHORNE

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.....	26
HISTORIQUE ET CLASSIFICATION.....	30
PREMIÈRE PARTIE — ETUDE ANATOMIQUE, HISTOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DE DEUX NAÏDIMORPHES TYPIQUES.	
CHAPITRE PREMIER. — Etude du <i>Chaetogaster diaphanus</i>	35
Habitat, Mœurs, Morphologie. — Epiderme; poils tactiles et glandes muqueuses. — Musculature pariétale. — Bulbes sétigères, glandes et muscles des bulbes. — Néphridies. — Cœlome; dissépinents, brides mésentériques. — Tube digestif et appareil circulatoire; leurs rapports. — Système nerveux central; chorde et lignes latérales. — Organes génitaux.	
CHAPITRE II. — Etude de la <i>Stylaria lacustris</i>	75
Habitat, Mœurs, Morphologie. — Epiderme et Musculature. — Néphridies. — Tube digestif; étude du tissu chloragène. — Système circulatoire. — Système nerveux central. — L'Antenne. — Etude histologique de l'Œil.	
DEUXIÈME PARTIE. — LA REPRODUCTION ASEXUÉE DES NAÏDIMORPHES.	
CHAPITRE PREMIER. — Le bourgeonnement et la scissiparité des Naïdimorphes.....	90
Historique. — Caractères généraux de la scissiparité. — Place de la zone de scissiparité. — Principaux types de scissiparité: scissiparité normale; scissiparités hâtives naïlienne stylarienne. — Degrés de l'activité bourgeonnante.	
CHAPITRE II. — Biologie de la chaîne zoïdale.....	107
CHAPITRE III. — Conditions biologiques du bourgeonnement.....	109
CHAPITRE IV. — Organogénie. Marche du processus; cellules péritonéales et métamérisation du Cœlome. — Historique; Mésoderme, tissu indépendant né de néoblastes ou de « Polzellen ». — Histogenèse des téguments. — Histogenèse de l'appareil sétigère; origine épidermique. — Histogenèse du dissépinement. — Organogenèse de l'appareil excréteur; origine épidermique. — Organogenèse du système nerveux; origine épidermique. — Histogenèse des centres nerveux. — Organogenèse du tube digestif. — Organogenèse de l'appareil circulatoire, liée à celle du Tube digestif.....	110
CHAPITRE V. — Comparaison des phénomènes de régénération et de bourgeonnement.....	138
Situation de la zone de régénération. — Organogénie.	
TROISIÈME PARTIE. — RAPPORTS ENTRE LES DEUX MODES DE REPRODUCTION.	
CHAPITRE PREMIER. — Coexistence de la Reproduction asexuée et de la Reproduction sexuée.....	141
Etude de la Stolonisation épigamique.	
CHAPITRE II. — Limite et conditions biologiques du phénomène épigamique.....	145
CONCLUSIONS.....	147
Index bibliographique.....	151
Explication des Planches.....	155

INTRODUCTION

Les Naïdimorphes sont des Oligochètes aquatiques de petite taille (1 à 20 mm.) et d'une grande vivacité ; la plupart sont nageurs et possèdent, à cet effet, de grandes soies ou rames, si caractéristiques que les anciens auteurs désignèrent ces animaux sous le nom de « Vers hispides ».

La faculté qu'ils possèdent de se reproduire par bourgeonnement et par scissiparité suffirait à les caractériser ; ce sont en effet les seuls Oligochètes capables de se multiplier par voie asexuée.

Cette famille forme un trait d'union entre les deux grands ordres annéliens : Polychètes et Oligochètes ; on sait combien l'organisation générale du corps est parallèle chez ces deux sortes de Chétopodes. Rappelons les principaux caractères communs : métamérisation nette, segments limités par des dissépiments ; segments différenciés ; structure des téguments et cœlome libre ; présence de quatre groupes sétigères symétriques par segment ; appareil digestif revêtu d'un tissu péritonéal chloragène ; appareil circulatoire constitué par un réseau intestinal, par un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral réunis au moyen d'anses latérales dont la première paire constitue le collier circulatoire ; chaîne nerveuse ventrale scalariforme ou bien à ganglions coalescents ; cerveau et collier nerveux.

Les *Dero*, les *Aulophorus*, qui sont des Naïdimorphes sédentaires, tubicoles, ont des branchies comme certains Polychètes sédentaires ; les *Æolosoma*, qui sont les Naïdimorphes les plus primitifs ont le cerveau soudé à l'épiderme dorsal du lobe céphalique. Les yeux, les antennes, les fossettes ciliées, les soies locomotrices nombreuses et variées, la multiplication asexuelle par stolons, sont autant de caractères qui rapprochent spécialement les Naïdimorphes des Polychètes.

Mais ils sont nettement Oligochètes par l'absence de parapodes (car on ne peut homologuer les bourrelets sétigères à ces organes) ; par l'hermaphroditisme ; par la localisation des organes génitaux dans certains segments du corps, et par la présence d'organes d'accouplement.

Il convient d'indiquer maintenant les raisons qui m'ont conduite à étudier dans la Première Partie les espèces *Chaetogaster diaphanus* et *Stylaria lacustris*. Au point de vue morphologique, les *Æolosoma* ont des caractères naïdiens des plus nets ; ils sont comme les *Naïs* nageurs, limivores et herbivores ; nous pouvons, par conséquent, opposer les *Æolosoma*

et les genres naïdiens (*Naïs*, *Stylaria*, *Dero*, etc.), aux *Chaetogaster* qui sont carnivores et rampants. Non seulement les soies qui assurent la progression de ces animaux diffèrent, mais aussi les organes sensoriels : les premiers ont de longues soies dorsales en rames, des yeux ou des fossettes ciliées, une antenne et un appareil gustatif que ne possèdent pas les seconds ; ceux-ci, par contre, sont pourvus de poils tactiles plus perfectionnés et de deux organes particuliers placés dans le cerveau.

Pour l'étude anatomique et histologique de l'Oligochète Naïdimorphe, j'ai donc choisi les deux types les plus spécialisés de la famille : l'un, *Chaetogaster diaphanus* est la plus belle espèce du genre ; l'autre, *Stylaria lacustris*, est le type naïdien par excellence.

La seconde partie de ce travail est consacrée à l'étude du Bourgeonnement et de l'Organogénie ; on y trouvera précisé le rôle du dissépiment dans les phénomènes de la Scissiparité ; on verra combien cet organe est accessoire dans la genèse des chaînes zoïdales.

L'étude de l'organogénie a été faite sur les deux types de Naïdimorphes décrits au début de l'ouvrage. Le développement est rigoureusement parallèle dans les deux cas. La *Stylaria lacustris* ayant des segments plus nombreux, présente un plus grand nombre d'étapes dans la marche du processus ; le *Chaetogaster diaphanus* n'ayant qu'un petit nombre de segments bourgeonnés par le niveau génétique postérieur permet une lecture plus facile des coupes de cette région.

Toutes les pièces ne se montrent pas toujours bien favorables ; l'étude en est très difficile et a été rarement entreprise. Il suffit de considérer un instant les fig. 11, pl. I et fig. 8, pl. III et la fig. LXVII du texte pour voir ce que présentent des coupes transversales pratiquées dans la région bourgeonnante ; qu'elles soient transversales ou obliques, elles rencontrent toujours des ébauches d'organes appartenant à des métamères différents. Quand les organes ébauchés sont encore reliés à l'épiderme, la lecture des coupes est relativement facile, mais les massifs cellulaires qui remplissent la cavité du corps entre les ébauches solidaires de l'épiderme et l'intestin sont très difficiles à définir. On y trouve des cellules péritonéales nombreuses, dans des plans très proches les uns des autres, et des masses bien limitées qui appartiennent à des métamères précédents. Si la coupe passe dans une région voisine du niveau génétique, on voit les ébauches très aplaties et allongées en travers du cœlome ; elles atteignent presque l'intestin dont elles sont séparées par quelques cellules péritonéales embryonnaires. Dans la région bourgeonnante où les deux couches

musculaires ont persisté, les fibres peuvent être très écartées les unes des autres par le passage des cellules épidermiques migratrices, mais elles restent bien « vivantes » et elles sont toujours en relation avec le système nerveux de la souche ; il n'existe aucun fixateur dont l'action soit assez rapide pour que le corps du Naïdimorphe ne se contracte pas dans la région bourgeonnante et les anesthésiques ne remédient que dans une faible limite à cet inconvénient.

Pour essayer de vaincre toutes les difficultés que présente la lecture des coupes transversales, j'ai pris le parti de négliger d'abord toutes celles qui avaient été pratiquées dans les extrémités libres bourgeonnantes des chaînes et de n'observer que les coupes intéressant les zones de scissiparité ; je suis revenue ensuite à l'étude des premières. Que l'on compare entre elles les figures 10, pl. II et 7, pl. III, qui représentent des coupes sagittales du *Chaetogaster diaphanus* : la première dans une extrémité libre, la seconde dans une zone de scissiparité ; la coupe de la région bourgeonnante libre est bien plus confuse que la seconde, puisque celle-ci est prélevée dans une partie du corps relativement rectiligne, tandis que celle-là a été pratiquée dans une partie qui est normalement retroussée.

Les organes ébauchés ne conservant pas toujours leur position transversale primitive, j'ai dû avoir surtout recours à des coupes longitudinales dans tous les plans : sagittaux, frontaux, etc. Elles éclairent remarquablement la lecture des coupes transversales ; elles ont été le meilleur guide pour l'étude de l'histogénèse et de la métamérisation.

Les meilleurs agents fixateurs sont les vapeurs d'acide osmique et la solution bouillante de sublimé. Le procédé de coloration par l'hématoxyline à l'alun de fer m'a donné d'excellents résultats. L'épaisseur des coupes varie de $1\ \mu$ à $5\ \mu$ et les grossissements les plus souvent employés ont été de 1200 d., 1600 d. et 1800 d.

Les dessins morphologiques ont été faits d'après les animaux vivants ¹.

La Troisième Partie montre les rapports qui existent entre les deux modes de reproduction des Naïdimorphes et l'évolution des chaînes épigamiques. Ces données résultent de nombreuses observations faites au cours de plusieurs années sur des animaux pêchés dans des cours d'eau, où les conditions de vie étaient normales.

Les Naïdimorphes ayant un corps transparent, j'avais le plus grand

1. Je remercie M. Richard qui m'a donné d'utiles indications pour l'illustration de cet ouvrage.

intérêt à les observer vivants et j'ai été amenée, par cela même, à accorder à la biologie, une large place dans mon ouvrage : on y trouvera de curieuses observations sur la manière de vivre de l'animal qui bourgeonne et sur les conditions qui règlent l'apparition des organes de la reproduction sexuée.

Pour les études anatomiques et histologiques, j'avais préparé un grand nombre de coupes qui traversaient toutes les zones de bourgeonnement ; elles m'ont permis : de me convaincre de la non-existence d'un mésoderme, analogue à celui de l'embryon, d'établir que la régénération des organes est presque entièrement assurée par l'épiderme et, qu'en aucun cas, la zone de bourgeonnement n'apparaît au niveau d'un dissépiment.

Il était nécessaire de posséder un matériel abondant et en bon état et de pouvoir le conserver dans ces conditions au laboratoire, pendant un certain nombre de mois. J'ai accompli moi-même toutes mes pêches : le canal de l'Ourcq m'a fourni en grand nombre les espèces des genres *Æolosoma* et *Chaetogaster* ; j'ai trouvé beaucoup de *Naïs*, de *Stylaria* et de *Chaetogaster* dans le lac du bois de Vincennes et en général dans toutes les eaux de la région parisienne ; mais la faune la plus riche en Naïdimorphes est incontestablement celle des canaux du Nord de la France et de la Belgique. J'ai pu réunir une intéressante collection pour le Muséum d'Histoire naturelle.

Pour les études biologiques, j'ai observé des animaux élevés en cristallisoir que j'ai pu conserver pendant plus d'une année ; mais par des pêches périodiques toujours effectuées aux mêmes endroits, j'ai suivi l'évolution parallèle des animaux d'eau libre.

Ces recherches ont été commencées au Laboratoire de Malacologie du Muséum et je les ai continuées, au milieu de mille difficultés, dans un petit village du Nord envahi, Gondecourt, où habitent mes parents et où je me suis trouvée retenue jusqu'au mois de mai 1915. Plus d'une fois, j'ai fait à pied les quinze kilomètres qui me séparaient de Lille pour trouver auprès de l'excellent maître qu'est M. Malaquin, les conseils qui m'ont permis de poursuivre ce travail. Je l'ai terminé à Paris, dans le laboratoire où je l'avais commencé.

J'exprime ici ma plus vive reconnaissance à M. le Professeur Joubin qui, s'intéressant à moi dès les premiers jours, me fit obtenir une bourse de doctorat au Muséum. Je témoigne également toute ma gratitude à M. Ch. Gravier qui, en même temps que M. Joubin, a suivi avec intérêt

l'évolution de mon travail. Grâce à l'atmosphère si généreusement hospitalière de leur laboratoire où j'ai joui de la plus grande liberté, j'ai pu mener à bien toutes les recherches dont cet ouvrage est le résultat.

CHAPITRE I

HISTORIQUE ET CLASSIFICATION

En 1744, TREMBLEY, dans un ouvrage intitulé « Mémoire pour servir à l'histoire des Polypes d'eau douce », fait pour la première fois mention de genres naïdimorphes. RÖSEL (1755) fait connaître *Ophidonais serpentina*, *Stylaria lacustris*, *Dero digitata* et *Chaetogaster diaphanus*. Les espèces *Nais serpentina*, *N. lacustris*, *N. elinguis*, *N. digitata* et *N. barbata* ont été établies par SCHÄEFFER (1764-1779) et TREMBLEY. On retrouve dans le « Systema naturæ » de LINNÉ (1788) la diagnose d'une *Nereis lacustris* qui répond à celle des *Stylaria lacustris* RÖSEL et *Nais lacustris* TREMBLEY et SCHÖEFFER. LAMARCK dans son « Histoire naturelle des animaux sans vertèbres » (1816), étudie le même petit ver aquatique, auquel il donne le nom de *Stylaria paludosa*.

Les premiers éléments de l'anatomie des Oligochètes ont été indiqués par GRUITHUISEN (1823). A partir de ce moment, on s'occupe de la classification des « Vers hispidés ». CUVIER et tous les Systématises français les rangent à côté du genre *Lumbricus*, sous le nom de Naïdés ; EHRENBERG (1828), qui les place à côté des Rhabdocœles dans la classe des Turbellariés, les désigne sous le nom de Naïdina (famille), section des Monosterea ; cette famille comprend les genres connus jusqu'alors et trois genres nouveaux : *Pristina*, *Æolosoma* et *Chaetogaster*. GERVAIS (1838-1844), transforma inutilement tous ces noms ; ERSTED (1845), respecta la classification d'EHRENBERG et JOHNSTON (1865), et GRÜBE (1851), n'y apportèrent que de faibles modifications.

VEJDOVSKY (1884) établit la famille des *Naïdimorphae* d'où sont exclus les genres *Æolosoma* et *Chaetogaster*, et propose la classification suivante :

A. Cerveau formé par un épaississement de l'épiblaste avec lequel il demeure solidaire. Chaîne nerveuse absente ou logée dans l'épaisseur de l'épiderme.

Famille I. — APHANONEURAE Vejd.

Lobe céphalique cilié ventralement et fossettes ciliées latérales, Hypoderme à glandes oléagineuses.

Reproduction surtout scissipare.

Genre *Æolosoma* Ehrbg.

B. Cerveau formé par 2 ganglions cérébroïdes isolés de l'épiderme et réuni à la chaîne nerveuse ventrale par un collier.

a Reproductions sexuelle et asexuelle. Un clitellum sur les segments génitaux.

Famille II. — NAIDOMORPHÆ Vejd.

Lobe bucco-céphalique. Soies rangées en 4 faisceaux, fourchues et capillaires et jamais moins de 2 par faisceau. Sang jaune ocre ou rouge.

Dilatation en « gésier » du tube digestif dans le 7^e ou le 8^e segment.

Pendant la période génitale, testicules dans le segment V ; ovaires dans le segment VI ; orifices des spermiductes dans le segment VI ; receptacles séminaux dans le segment V ; orifices oviductaires entre les segments VI et VII.

Aquatiques.

Genres : *Nais* Müller, *Stylaria* Lamarck, *Ripistes* Duj., *Pristina* Ehrbg. *Ophidonais* Gerv., *Dero* Oken.

Famille III. — CHAETOGASTRIDÆ Vejd.

Lobe bucco-céphalique non distinct des segments qui suivent. Soies ventrales seulement, fourchues, en plus grand nombre dans les segments antérieurs. Métamérisation seulement nette à l'extrémité postérieure du corps et marquée par les ganglions, les néphridies et les faisceaux sétigères. Néphridies sans pavillon cilié.

Pendant la période génitale, des testicules dans le segment VI et des ovaires dans le segment VII, spermiductes dans le segment VII. Les receptacles séminaux s'ouvrent dans le 7^e segment.

Aquatiques, libres ou parasites.

Genre *Chaetogaster* K. Baer.

b reproduction par le seul mode sexuel.

CRITIQUE DE CETTE CLASSIFICATION

Famille I. — Le cerveau des *Æolosoma* est formé de deux ganglions cérébroïdes très nets, mais soudés à l'épiderme. J'ai observé un ganglion « sous-œsophagien » assez considérable avec lequel le cerveau est réuni par un collier. Ce ganglion « sous-œsophagien » est placé comme chez tous les Naïdimorphes, au-dessous de la bouche, dans l'angle formé par le plancher

buccal et la paroi du corps. La chaîne nerveuse ventrale n'apparaît pas sur le vivant, aussi nettement que dans les autres genres ; elle ne serait représentée, d'après VEJDovsky, que par une série de cellules ganglionnaires. SCHMIDT (1896) a observé deux cordons nerveux qui se dirigent ventralement, sans jamais se rapprocher et sans avoir de commissures, jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. Le ganglion sous-œsophagien et ces cordons nerveux constitueraient une véritable chaîne nerveuse.

La reproduction n'est pas « surtout » scissipare ; j'ai observé une période de reproduction sexuelle, annuelle, chez *Æolosoma tenebrarum* et *Æolosoma Hemprichi*, comme chez tous les autres Naïdimorphes ; cette période comprend, pour les *Æolosoma*, les mois d'octobre et de novembre ; pendant tout le reste de l'année, ils se reproduisent par bourgeonnement suivi de scissiparité ; je montrerai dans la deuxième partie de cet ouvrage que cette scissiparité obéit aux lois qui régissent le même phénomène chez les *Nais* et chez les *Chaetogaster* et qui caractérisent la *scissiparité hâtive naïdienne*.

Il existe enfin quatre rangées de soies et des néphridies à néphrostome comme chez tous les autres Naïdimorphes.

Familles II et III. — *Naïdomorphae* et *Chaetogaster*.

Le lobe bucco-céphalique des *Chaetogaster diastrophus* est aussi distinct des segments suivants que celui des Naïdimorphes et un examen attentif du lobe bucco-céphalique des *Ch. diaphanus*, *Ch. cristallinus*, *Ch. Limnaei* et *Ch. Langi* montre qu'il est formé de deux lobes frontaux, tout comme celui des *Stylaria*, des *Pristina* et des *Ripistes*.

Le tube digestif des *Chaetogaster* présente aussi une dilatation en « gésier », mais le corps de l'animal étant beaucoup plus trapu et composé d'un moins grand nombre de segments (11 s.), le renflement paraît plus considérable et s'étend sur deux à trois segments (VI, VII et VIII). Cette dilatation n'existe pas chez les *Æolosoma*.

Dès lors, la distinction entre les trois familles ne repose plus que sur les caractères suivants :

I. *Aphanoneuræ*. — Cerveau soudé à l'épiderme. Soies capillaires dans tous les faisceaux. Néphridies à néphrostome.

II. *Naïdomorphæ*. — Cerveau isolé de l'épiderme. Soies capillaires dans les faisceaux dorsaux seulement ; soies bidentées dans les faisceaux ventraux.

Néphridies à néphrostome.

III. *Chaetogastridae*. — Cerveau isolé de l'épiderme. Soies bidentées dans les faisceaux ventraux. Pas de faisceaux dorsaux.

Néphridies sans néphrostome.

Il est intéressant de rappeler que les anciens auteurs avaient donné à *Chaetogaster diaphanus* le nom de *Nais diaphanus* (GRUITHUISEN, 1828), à *Æolosoma*, le nom de *Nais laticeps* (DUGÈS, 1837), et à *Stylaria* ceux de *Nais* (MÜLLER, 1774, TREMBLEY et SCHÄFFER, 1744-1764) et de *Stylinais* (GERVAIS, 1838), etc.

Dans la classification de PERRIER (1897), les trois familles : *ÆOLO-SOMIDAE*, *CHAETOGASTRIDAE*, *NAIDAE*, constituent l'ordre des *NAIDIMORPHA* : *Oligochètes aquatiques à sang incolore ou jaune, à soies bifurquées souvent mêlées avec des soies capillaires ; à néphridies des segments génitaux modifiés pour servir de canaux excréteurs aux glandes génitales ; se reproduisant par voie sexuée et par dissociation du corps. Œufs volumineux.*

Or, les *ÆOLO-SOMIDAE* n'ont pas de soies bifurquées. Dans aucun cas les néphridies des segments génitaux ne servent à expulser les éléments reproducteurs. De nombreux *Naïdimorphes* ont aussi le sang rougeâtre. Enfin, ils sont tous également transparents, bien plus que les *Enchytraeimorpha* et les *Tubificimorpha* dont la diagnose commence par ces mots : *Corps transparent*.

Les familles sont ainsi caractérisées :

Fam. *ÆOLO-SOMIDAE*. — Lobe céphalique pourvu de fossettes ciliées latérales, à face inférieure vibratile. Épiderme contenant des cellules glandulaires à sécrétion oléagineuse, rougeâtre. Centres nerveux confondus avec l'épiderme. Dissociation du corps s'effectuant par simple division. Point de canaux déférents, un pore génital femelle médian et ventral sur le 6^e segment.

Fam. *CHAETOGASTRIDAE*. — Lobe céphalique sans fossettes ciliées. Point de gouttelettes oléagineuses sous l'épiderme. Soies nombreuses bifurquées. Testicules dans le 6^e segment ; ovaires, canaux déférents et poches copulatrices dans le 7^e. Néphridies sans pavillon vibratile.

Fam. *NAIDAE*. — Différent des *CHAETOGASTRIDAE* par leur protoméride et leur deutoméride différenciés des segments suivants ; leurs soies bifurquées toujours sur quatre rangées, généralement associées dans les rangées dorsales à des soies capillaires. Un gésier dans le 7^e ou le 8^e segment. Testicules et poches copulatrices du 5^e au 8^e segment, ovaires et canaux déférents du 6^e au 10^e. Néphridies pourvues d'un pavillon vibratile. Habitent les eaux douces.

CRITIQUE. — Le cerveau des *Æolosoma* demeure uni à l'épiderme dorsal du lobe céphalique, mais il n'est pas confondu avec lui ; il forme dans le coelome céphalique une masse divisée en quatre lobes : deux antérieurs dorsaux et deux postérieurs ventraux. Les ganglions sous-buccaux sont distincts de l'épiderme ventral. SCHMIDT (1896), on l'a vu, a relevé les deux cordons de la chaîne nerveuse jusqu'à l'extrémité du corps. La « dissociation du corps » ne se fait pas « par simple division », les *Æolosoma* ont des zones de bourgeonnement en avant et en arrière des plans de scissiparité : ils ont exactement le même mode de reproduction agame que les *Nais* et les *Chaetogaster*. Les *Æolosoma* possèdent deux canaux déférents comme tous les autres Naïdimorpha. Ils n'ont que des soies capillaires courbes sur quatre rangées.

Les *Chaetogaster* n'ont que deux rangées de soies, les rangées ventrales, et ces soies sont toutes crochues et bidentées ; les testicules sont dans le segment V et les spermathèques ou poches copulatrices sont dans le segment IV.

En résumé, les NAIDIMORPHES constituent une seule famille qu'on peut élever, si l'on veut, à l'ordre. Cette famille est ainsi caractérisée : *Oligochètes aquatiques à corps transparent, qui se reproduisent normalement par voie asexuée. Tous deviennent sexués à une saison de l'année, qui est généralement l'été ou l'automne : ils ont deux segments génitaux respectivement unisexués, le segment σ en avant du segment φ ; un sac spermatique et un sac ovarien vascularisés, une paire de spermathèques situés en avant du clitellum, deux orifices oviducteurs et deux canaux déférents σ . Œufs volumineux enveloppés dans un cocon. Animaux de petite taille.* Cette famille se subdivise en trois tribus que la distribution des soies suffit à caractériser : Tribu des *Æolosoma*, soies toutes capillaires sur quatre rangées ; tribu des *Chaetogaster*, soies toutes crochues et bidentées sur deux rangées ventrales seulement ; tribu des genres *Naïdiens*, soies crochues et bidentées sur deux rangées ventrales, soies capillaires et acicules simples ou bidentées sur deux rangées dorsales.

A ces caractères distinctifs se rattachent ceux-ci :

1. Tribu des *Æolosoma*. — Glandes épidermiques unicellulaires, à contenu oléagineux diversement coloré, jaune, rouge ou vert. Animaux aveugles ; cellules tactiles nombreuses dans l'épiderme. Cerveau uni à l'épiderme céphalique. Pas de pharynx exsertile et préhensile : le mouvement ondulatoire d'une ciliation de la face ventrale du lobe céphalique dirige toutes les particules alimentaires dans la cavité buccale. Pas de

renflement spécialisé de l'œsophage. Néphridies à néphrostome. Animaux très petits ; segments peu nombreux.

2. Tribu des *Chaetogaster*. — Epiderme à cellules tactiles et à glandes muqueuses seulement. Cerveau isolé de l'épiderme dorsal. Aveugles. Pas de pharynx exsertile et préhensile : toutes les espèces, carnivores, aspirent leurs proies. Un vaste renflement spécialisé de l'œsophage. Intestin large et court. Animaux à segments peu nombreux. Néphridies sans néphrostome.

3. Tribu des genres Naïdiens : *Nais*, *Pristina*, *Ophidonais*, *Stylaria*, *Dero*, etc. — Epiderme à cellules tactiles et à glandes muqueuses. Animaux généralement pourvus d'une paire d'yeux ou d'une antenne impaire. Pharynx exsertile et préhensile. Renflement spécialisé de l'œsophage. Animaux limivores, herbivores. L'intestin rectiligne, étroit et uniforme, est très long ; le nombre des segments est très élevé. Néphridies à néphrostome. Toutes les espèces tubicoles sont pourvues de branchies anales.

Il convient de signaler ici que : par le mode de reproduction asexuelle, les *Chaetogaster* sont liés aux *Æolosoma* et aux *Nais* ; les *Dero* et les *Ophidonais* ont une scissiparité plus simple ; les *Pristina* et les *Stylaria* ont une scissiparité spéciale.

PREMIÈRE PARTIE

Chap. I. — ÉTUDE DE CHAETOGASTER DIAPHANUS

Genre *Chaetogaster* von Baer.

Espèce *Chaetogaster diaphanus* Gruithuisen.

SYNONYMIE. — « *Le petit serpent vermiciforme* » (Das madenähnliche Schlänglein) Rösel, 1755 — *Nais vermicularis* O. F. Müller, 1773 — *Nais diaphana* Gruithuisen, 1828 — *Chaetogaster niveus* Ehrenberg, 1828 — *Chaetogaster diaphanus* part. Örsted, 1845 — *Chaetogaster vermicularis* Grube, 1851 — *Nais lacustris* Dalyell, 1854.

HISTORIQUE. — Etudes de l'appareil génital : d'UDEKEM (1861). Système nerveux et système circulatoire : LEYDIG (1862). Anatomie et

bourgeonnement : TAUBER (1879) et SEMPER (1876). Anatomie générale : VEJDOVSKY (1884), GRUITHUISEN (1828), K. E. BAER (1827), LAMARCK (1840), O. SCHMIDT (1847) et SCHNETZLER (1848).

Habitat, mœurs

L'espèce *Chaetogaster diaphanus* se trouve en abondance dans les eaux peu profondes et calmes des rivières, des étangs et des canaux. Il suffit d'arracher quelques plantes aquatiques du fond et de les agiter dans l'eau d'un cristallisoir pour apercevoir au bout de quelques minutes ces animaux ramper sur les parois.

Dans les mois d'août et de septembre, le *Chaetogaster diaphanus* est sexué, mais il bourgeonne encore très activement. Il est alors pourvu d'un clitellum et de soies péniales bien développées.

Cet Oligochète est extrêmement vorace ; il avale d'une seule déglutition, de menues larves d'insectes, des Daphnies, des Copépodes et un nombre incalculable de Rotifères et d'Infusoires ; il peut même engloutir d'un seul coup de petites Planorbes, des *Nais* et des *Stylaria* ; quand il s'agit de ces dernières, les longues soies capillaires dont elles sont pourvues éprouvent mille difficultés à franchir les sphincters dissépinementaires du tube digestif et notamment le détroit stomaco-intestinal ; ces soies perforent souvent l'intestin, puis la paroi du corps et jouent dans la blessure circulaire à chaque mouvement de l'animal. Quant à la préhension des aliments, aucune portion du tube digestif n'est modifiée dans ce but ; l'animal ne saisit pas les proies, il les aspire.

Lorsqu'une larve d'insecte, de grande dimension ou trop rigide, ne peut s'engouffrer tout entière dans la cavité digestive, l'extrémité qui a pénétré dans l'estomac y subit néanmoins la digestion, tandis que par des succions successives de l'organe bucco-pharyngien, le vide se fait peu à peu dans l'intérieur de la larve ; au bout de quelque temps, il ne reste plus que l'enveloppe chitineuse.

Morphologie

L'espèce que nous allons étudier est géante : une chaîne ordinaire qui compte généralement huit zoïdes mesure 2 cm. et plus ; la largeur moyenne du corps est d'environ 1 mm. 5 ; un individu non porteur de bourgeons mesurerait à peu près 6 mm., mais une telle forme n'existe

pas. La taille varie d'ailleurs avec le milieu : l'espèce du bassin de Paris est plus petite que celle des eaux du Nord et de la Belgique.

Le corps est presque cylindrique et présente entre la partie antérieure et la partie moyenne un long étranglement qui correspond à la base du pharynx et à l'œsophage ; dans la partie postérieure, le diamètre décroît rapidement. Le liquide de la cavité cœlomique distend les parois minces du corps en donnant à l'animal un aspect caractéristique qui rappelle assez bien celui des Echiurides. On distingue une région antérieure (pl. I, fig. 1) entièrement constituée par l'organe bucco-pharyngien et qui s'arrête au niveau de l'œsophage ; une région moyenne qui contient l'œsophage et la dilatation du tube digestif qui lui fait suite et qui est probablement l'estomac ¹ et une troisième région qui correspond à l'intestin proprement dit.

S'il s'agit d'une chaîne triple, cette dernière région est suivie d'un petit zoïde auquel succède un zoïde plus développé et trois fois plus long, mais encore bien loin de son achèvement. Une chaîne à 8 zoïdes, telle qu'elle est figurée sur la planche I, fig. 1, est extrêmement complexe ; nous l'étudierons dans le chapitre relatif au bourgeonnement.

Le corps du *Chaetogaster diaphanus* est transparent et faiblement coloré en jaune, mais il présente quelques zones d'opacité dues à la superposition des tissus ou à la présence d'organes glandulaires ; c'est ainsi que les parties antérieure et postérieure du corps sont rendues opaques, l'une par le système nerveux central et la capsule buccale sous-jacente, l'autre par les cellules chloragènes de l'intestin. Dans la portion qui bourgeonne, les régions proliférantes forment des zones denses que séparent des segments d'une extraordinaire transparence.

L'extrémité antérieure du corps présente un lobe céphalique dépourvu d'antennes, d'yeux, de pore et de papilles et qui se subdivise en deux lobes frontaux ; ces lobes frontaux qui paraissent n'être que deux expansions du bord buccal supérieur, masquent la bouche quand l'animal est vu de dos. Ils portent des poils tactiles et sont moins accusés que ceux de la *Stylaria lacustris*. La bouche est terminale et s'ouvre dans un plan oblique. Le lobe céphalique présente dorsalement une échancrure médiane peu profonde qui incise la marge buccale dépourvue de poils tactiles chez l'adulte (fig. 1).

L'extrémité du corps est arrondie et légèrement retroussée, de sorte

1. Nous décrivons sa fonction dans la description et physiologie du tube digestif.

que l'anus est dorso-terminal. Elle porte des poils tactiles peu nom-

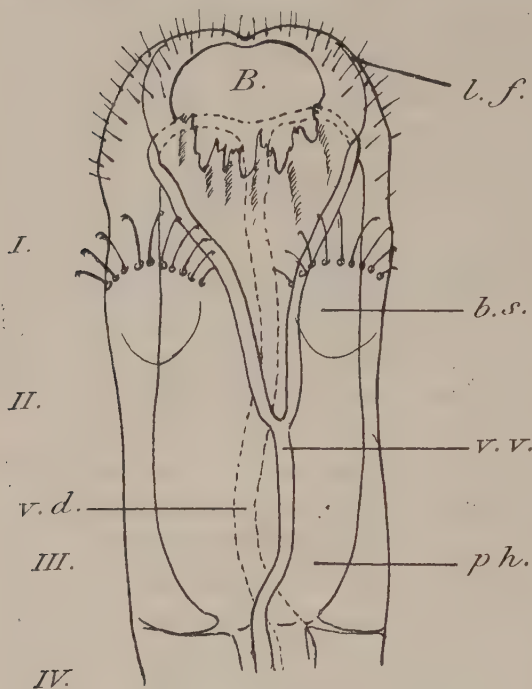


FIG. I. — Extrémité antérieure du corps de *Chaetogaster diaphanus*.
B. : bouche; l. f. : lobe frontal; b. s. bulbe sétigère ventral; v. v. vaisseau ventral; v. d. vaisseau dorsal; ph. pharynx.

les dissépiments qui doivent limiter les segments I II et III n'existent pas; mais la segmentation est suffisamment indiquée par la métamérisation ganglionnaire de la chaîne nerveuse.

C'est en arrière du dissépiment qui limite le segment XI que se trouve la zone de céphalisation du zoïde et que se créeront les zones de céphalisation de toute la descendance primaire.

Comme toutes les espèces du genre, *Chaetogaster diapha-*

nus ne porte que des soies ventrales disposées en faisceaux (2 par seg-

breux et analogues à ceux du lobe céphalique. En avant de l'anus, les tissus bourgeonnent indéfiniment (fig. II).

On distingue, dans le corps du *Chaetogaster diaphanus*, dix segments : le segment buccal (I); deux segments pharyngiens fort peu distincts (II, III); un segment œsophagien (IV), deux segments stomacaux (V, VI); un segment intermédiaire (VII) qui correspond au détroit stomaco-intestinal et trois segments intestinaux (VIII, IX, X) parfois deux seulement.

En raison du grand développement des muscles pariéto-pharyngiens,



FIG. II. — Extrémité postérieure du corps de *Chaetogaster diaphanus*.
A. : anus; Zs : zone de scissiparité.

ment) sur deux rangées symétriques, très voisines de la ligne médiane. Ces soies longues et minces sont au nombre de six à dix par faisceau ; elles se recourbent en S et se terminent par deux dents crochues appelées fourchons (fig. III), le fourchon inférieur étant toujours plus court et plus massif que le fourchon supérieur. Dans chaque soie on distingue, en outre, la hampe, de *longueur variable*, et le pied, de *longueur constante*, séparés par un nodule dont la position est médiane, distale ou proximale. Six segments seulement sont sétigères ; ce sont : le segment bucco-pharyngien (I) et les segments stomaco-intestinaux (VI, VII, VIII, IX, X).

On conçoit que la puissante musculature pariéto-pharyngienne dont les fibres rayonnent autour du pharynx, supprime les bulbes sétigères des segments II, III, comme elle supprime, d'ailleurs, les dissépiments et les anses circulatoires. D'autre part, la présence de faisceaux sétigères dans les deux segments suivants (IV et V) est absolument inutile, puisque l'animal se déplace à la façon des chenilles arpeuteuses, les soies bucco-pharyngiennes jouant le rôle de harpons, les soies moyennes et postérieures fixant la chaîne au substratum. C'est d'ailleurs pour cette raison que les soies du premier segment ont plus d'épaisseur, des hampes plus longues et des fourchons plus robustes et que les fentes sétigères des cinq derniers segments dessinent des arcs dont les concavités se font face (cette disposition est bien plus nette encore chez le *Chaetogaster Limnaei*) ; chez les zoïdes, ces bulbes sétigères en arc de cercle sont les premiers organes formés et ils fonctionnent bien avant tous les autres ; les bulbes bucco-pharyngiens apparaissent beaucoup plus tard.

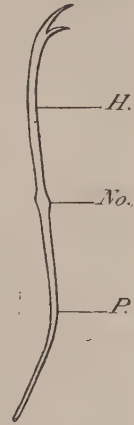


FIG. III. — Soie ventrale.
H. : hampe ;
No. : nodule ;
P. : pied.

Épiderme

L'épiderme est formé d'une seule couche de cellules isodiamétriques à cytoplasme fibrillaire, limitée par une très mince cuticule ; il présente des poils tactiles et des cellules glandulaires.

POILS TACTILES. — Les poils tactiles sont des expansions cuticulaires à la base desquels aboutissent les filets des cellules nerveuses périphériques. Ces filets, au nombre de trois, quatre ou cinq, sont renflés en forme de bouton. Avant de s'épanouir sous cette forme, à la base du poil tactile,

les filets sont réunis par un manchon de protoplasme dense et homogène qui les isole des cellules épidermiques ; la membrane qui entoure ce manchon protoplasmique est très chromophile et paraît être le prolongement de la membrane de la cellule nerveuse (pl. III, fig. 1). A chaque poil correspond une cellule sensitive et une seule ; cet élément, piriforme, pourvu à chaque pôle d'un prolongement, se trouve immédiatement en dessous du poil tactile et dans l'épaisseur de l'épiderme ; le prolongement antérieur fournit les filets nerveux sensitifs, tandis que l'autre circulant à la base de l'épiderme traverse la basale épidermique, puis la musculature pariétale pour aboutir à un ganglion situé dans la cavité coelomique.

Le cytoplasme de la cellule sensitive est finement granuleux ; le noyau se trouve à la base du corps cellulaire, dans le voisinage immédiat de la fibre intermédiaire. La chromatine du noyau est répartie en nombreux grains sur un réseau très dense.

Ces poils tactiles se trouvent surtout sur les lobes frontaux ; ailleurs, ils sont très rares et, fait remarquable, les ganglions intermédiaires avec lesquels les cellules sensibles sont en rapport, n'existent que dans la région périphérique du coelome céphalique. Ces ganglions piriformes, comprennent trois ou quatre cellules ganglionnaires dont chacune émet au niveau de la musculature pariétale un prolongement fibreux ; l'ensemble de ces filets forme la fibre intermédiaire dont le parcours a été décrit plus haut. Il est probable que cette fibre intermédiaire ne se fusionne pas avec la cellule sensitive, mais qu'elle s'applique simplement contre sa portion basilaire (pl. III, fig. 1).

Les ganglions intermédiaires sont reliés à la masse nerveuse céphalique par un cordon variqueux brillant et chaque ganglion est enveloppé d'une membrane qui paraît être l'épanouissement de ce nerf. En résumé, chaque poil tactile reçoit les terminaisons d'une cellule nerveuse périphérique qui est en relation avec une des cellules du ganglion intermédiaire et ce dernier est directement en rapport avec les cellules ganglionnaires de la masse nerveuse céphalique. Les filets nerveux de la cellule sensitive ne pénètrent pas dans l'intérieur du poil ; affaissés et rabougris sur l'animal fixé, les poils tactiles sont du vivant raides et immobiles. Il est assez probable que le heurt de ces poils, par les divers obstacles, renseigne l'animal sur la nature du milieu.

GLANDES MUQUEUSES. — Les glandes unicellulaires de l'épiderme sont réparties d'une manière uniforme sur toute la surface du corps ; mais elles sont en petit nombre. Elles produisent une sorte de mucus liquide (fig. IV) ;

le fait de placer le *Chaetogaster* entre lame et lamelle met en évidence l'expulsion de ce mucus. Je n'ai pu trouver les filets nerveux qui doivent aboutir à ces glandes, mais dans l'observation des animaux vivants, on constate qu'elles se mettent en action sous l'influence de certaines excitations du milieu extérieur. A l'époque de la maturité sexuelle, ces glandes unicellulaires apparaissent en grand nombre, au niveau des cinquième et sixième segments, pour constituer le clitellum.

On aperçoit sur les coupes des surélévations de l'épiderme qui simulent la dentelure d'une scie ; elles ne sont pas dues à des formations cuticulaires spéciales, mais correspondent à des plissements de l'épiderme, déterminés par la contraction des fibres longitudinales pariétales. Dans l'extension complète de l'animal, ces plis n'existent pas.

Musculature pariétale

Sous la basale épidermique vient immédiatement la musculature cir-

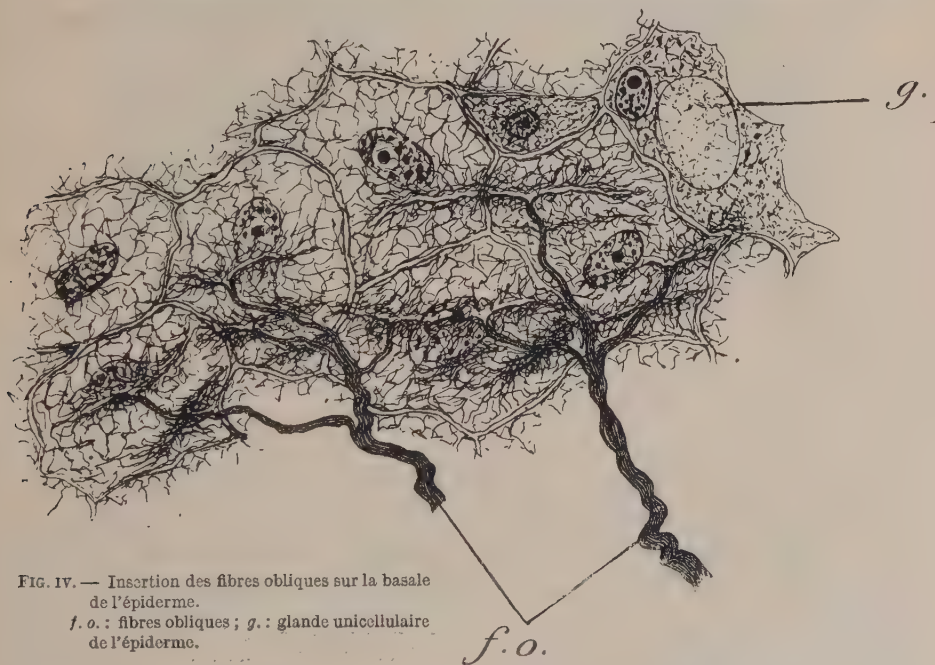


FIG. IV. — Insertion des fibres obliques sur la basale de l'épiderme.

f. o. : fibres obliques ; *g.* : glande unicellulaire de l'épiderme.

culaire du corps ; elle se compose d'une seule assise de cellules musculaires aussi contiguës que celles de l'épiderme, dont elles dérivent d'ailleurs (pl. II, fig. 1). Les muscles obliques courent au-dessous de la couche circulaire ; ils sont plus nombreux dans les segments sétigères. Nous verrons

plus loin combien les rapports de ces fibres obliques avec les soies locomotrices sont étroits. La figure IV montre leur insertion sur la basale épidermique et l'effet de leur contraction sur l'épiderme.

Les fibres longitudinales forment une couche ininterrompue, au-dessus des deux premières. VEJDovsky (1884) et un grand nombre d'autres auteurs, d'ailleurs, admettaient que les territoires sétigères sont dépourvus de fibres longitudinales ; chez le *Chaetogaster*, VEJDovsky a décrit

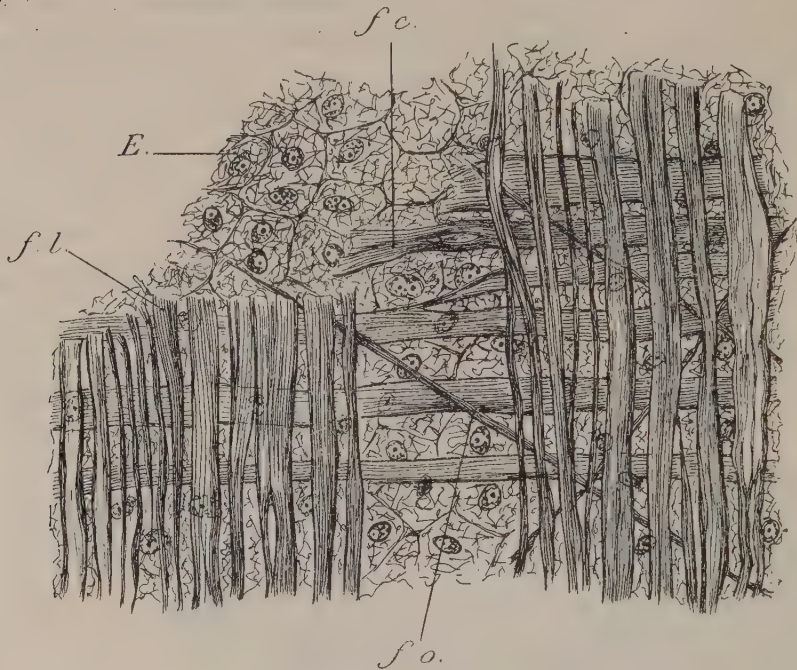


FIG. 7. — Musculature du corps.

E. : épiderme ; f. c. fibres circulaires ; f. l. : fibres longitudinales ; f. o. : fibres obliques.

deux bandes musculaires longitudinales dont l'une est dorso-latérale et l'autre ventrale ; il en a signalé quatre, dont deux latérales, chez les autres Naïdimorphes. Les fibres musculaires ventrales sont les plus développées (fig. 1x), car les Naïdimorphes sont des animaux rampants et nageurs. La basale de la couche musculaire longitudinale affronte celle de la couche circulaire. La fibre longitudinale figure une bandelette tendue dans un plan sagittal et dont un côté seulement adhère à la couche sous-jacente. En section transversale (pl. II, fig. 3), la fibre coupée dans son épaisseur présente une partie légèrement renflée qui regarde le coelome et contre laquelle s'appliquent les cellules étoilées du réseau

péritonéal, et une extrémité plus mince tournée vers la couche musculaire circulaire et qui s'épanouit pour constituer la basale.

La structure histologique de ces trois sortes de fibres diffère quelque peu : la fibre circulaire est un corps cellulaire à section transversale rectangulaire qui renferme un certain nombre de fibrilles musculaires (fig. 1, pl. II) et un noyau rejeté contre la paroi ; le pourtour de la fibre longitudinale est fibrillaire, le cytoplasme et le noyau occupant tout l'axe cellulaire ; quant aux fibres obliques, leur constitution est tout à fait analogue à celle des fibres musculaires sétigères, dont la description sera donnée un peu plus loin.

Bulbes sétigères

Le bulbe sétigère figure un triangle dont le sommet arrondi regarde l'axe du corps ; il comprend plusieurs cavités tubuliformes dans lesquelles les soies glissent de dedans en dehors, et chaque cavité est limitée par des

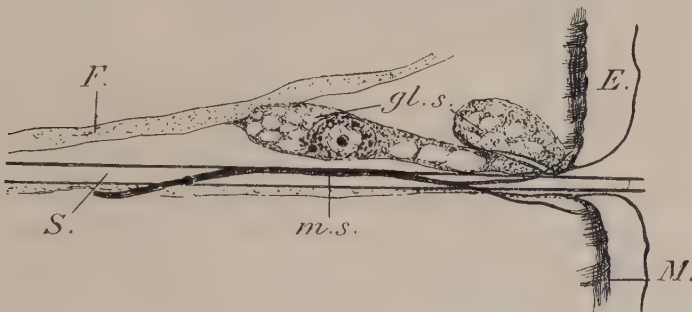


FIG. VI. — Coupe longitudinale d'un bulbe sétigère. Le fourreau (F.) écarté permet de voir les glandes sétigères (gl. s.) S. : soie. m. s. : fibres musculaires sétigères ; M. : musculature pariétale ; E. : épiderme.

cellules en continuité avec celles de l'épiderme. Une fibre délicate qui maintient la soie dans sa gaine s'insère en avant sur le nodule et se met en relation au delà du cul-de-sac sétigère avec les muscles rétracteurs. Une seconde fibre court le long de la soie (fig. VII) et en dessous d'elle et se soude à la lèvre postérieure de l'orifice sétigère ; au niveau du cul-de-sac, toutes les fibres similaires se réunissent en un muscle palmé qui est le muscle abaisseur (fig. VIII) ; un système antagoniste, mais plus grêle, constitue le muscle élévateur. D'autres fibrilles situées le long de la gaine sétigère résultent d'une différenciation fibrillaire superficielle des cellules limites. La lenteur de leur contraction s'oppose sans doute à la brusquerie des contractions des muscles, car sur l'animal vivant

on constate que les mouvements des muscles du bulbe sont très rapides, tandis que ceux des soies sont relativement lents.

GLANDES SÉTIGÈRES. — Au voisinage de l'orifice sétigère, une ou deux cellules de l'épiderme différenciées dans le sens glandulaire jouent un rôle semblable à celui des glandes pédieuses des Polychètes ; elles déversent le produit de leur sécrétion dans la cavité du fourreau (fig. VI). Elles ont, au point de vue histologique, même structure que les cellules néphridiennes, mais elles rappellent surtout les cellules piriformes à canal des *Anachaeta*. Elles sont allongées et présentent un corps qui renferme le noyau et la majeure partie du cytoplasme aréolaire et un col qui est creusé d'énormes vacuoles. A l'égard de notre procédé de coloration, elles se



FIG. VII. — Coupe longitudinale d'un bulbe sétigère, montrant la soie dans son fourreau (F) et les deux fibres musculaires (m. s.)

sont comportées comme les cellules néphridiennes, c'est-à-dire que la chromatine et le cytoplasme se sont peu colorés alors que le nucléole est, au contraire, très sombre.

MUSCLES DU BULBE SÉTIGÈRE. — Le bulbe sétigère obéit : 1^o à des muscles rétracteurs qui l'attirent en dedans et qui s'insèrent d'une part sur le sommet du bulbe (où ils sont internes par rapport aux muscles protracteurs) et, d'autre part, sur les parois dorso-latérales du corps, ainsi que sur le pourtour du dissépiment ; 2^o à des muscles protracteurs qui projettent le bulbe au dehors ; issus du sommet de ce bulbe, ceux-ci s'insèrent tous ventralement, les longs protracteurs sur le cercle pariéto-dissépimentaire et les courts protracteurs sur la paroi du corps, au-dessus et au-dessous du bulbe ; 3^o à des muscles des mouvements latéraux qui, partant du sommet bulbaire, aboutissent à droite et à gauche de l'arc sétigère, sur la paroi ventrale ; parmi ces muscles les uns élèvent le faisceau, les autres l'abaissent (fig. X).

Au niveau de l'insertion musculaire, on voit chaque fibre se séparer en fibrilles qui se mettent en rapport avec la couche musculaire de la paroi

du corps ; tantôt elles se soudent directement à la basale musculaire dans l'intervalle des fibres longitudinales, tantôt elles s'accolent à ces fibres longitudinales (fig. 2, pl. III). Les fibres des muscles rétracteurs et protracteurs s'insèrent sur la basale de la couche circulaire. Au point où les fibres des muscles protracteurs et des mouvements latéraux atteignent les téguments, elles paraissent se réfléchir à la surface de ceux-ci et parallèlement aux muscles longitudinaux. Les angles que font les muscles sétigères avec la paroi du corps sont occupés par des cellules péritonéales, parfois en voie de différenciation musculaire (myoblastes). On verra le même fait se reproduire à propos des dissépiments ; la masse principale du corps cellulaire et son noyau font face à la cavité coelomique, tandis que la couche sarcoplasmique s'allonge contre la membrane des fibres musculaires du bulbe sétigère et contre la basale musculaire de la paroi (fig. XII).



FIG. VIII. — Base palmaire du muscle abaisseur.

Les muscles sétigères sont des bandelettes presque entièrement constituées par des fibrilles, le cytoplasme et le noyau se trouvant rejetés contre la membrane ; une ou deux cellules et quelquefois trois coopèrent à la formation de chacun de ces muscles.

RAPPORTS DU BULBE SÉTIGÈRE. — Le bulbe sétigère n'a aucune relation avec la musculature du corps ; ses muscles lui sont propres. C'est une véritable invagination épidermique que recouvre l'endothélium péritonéal. La néphridie l'accompagne toujours et elle se développe en même temps que lui. Le néphridiopore est situé au pied même du bourrelet sétigère et en avant. Le réseau du tube néphridien s'étale au milieu des muscles antérieurs du bulbe. On a vu qu'un grand nombre de muscles sétigères s'insèrent sur le pourtour de la toile dissépimentaire, tandis que les petits protracteurs et les muscles latéraux prenaient comme base la paroi du corps. Chaque bulbe sétigère reçoit un nerf

issu d'un ganglion aplati situé sur la face ventrale de la chaîne nerveuse ; le parcours de ce nerf est direct.

Les fibres obliques viennent s'accoler à la paroi du corps, au niveau du bourrelet sétigère (fig. IX) ; elles cheminent entre les soies et s'insèrent définitivement sur les téguments à quelque distance du bourrelet.

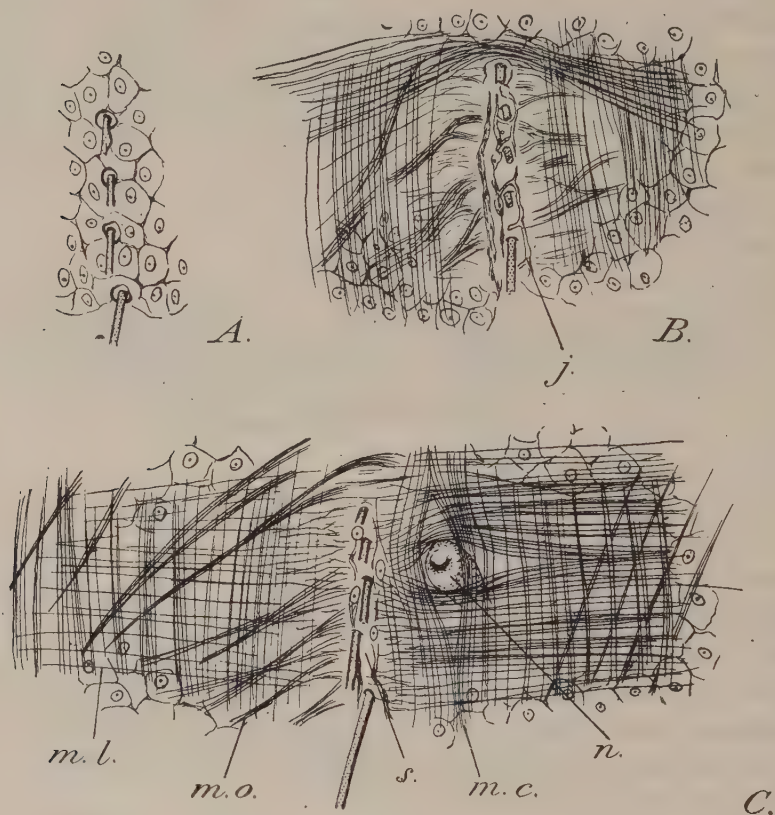


FIG. IX. — Musculature du corps au niveau des soies.

A. : aspect des orifices sétigères ; B et C : coupes frontales passant par un bourrelet sétigère. m. l. : couche musculaire longitudinale ; m. c. : couche musculaire circulaire ; m. o. : couche musculaire oblique ; n. : néphridiopore ; s. : soies ; j. : cadre conjonctif des orifices sétigères.

STRUCTURE DES SOIES. — VEJDOVSKY (1884) dit que la structure des soies peut être facilement étudiée sur les vieilles soies, qui tombent dans la cavité générale, s'y recouvrent d'une masse granuleuse et flottent sous forme de balles dans le liquide cœlomique¹. Je n'ai jamais trouvé ces balles sétigères dans le cœlome des Naïdimorphes ; mais dans l'eau des

1. Le même fait a été souvent observé chez les Annélides Polychètes.

cristallisoirs où on les cultive on trouve un grand nombre de soies provenant aussi bien des animaux vivants que des morts ; le nombre des soies de chaque faisceau n'est jamais complet et de nouvelles soies se forment constamment.

La structure des soies est fibrillaire, selon VEJDOVSKY (1884) ; pour BÜLOW (1883), chaque soie est formée de couches successives. Mais voici ce que montre une coupe transversale : la section de la soie est à peu près circulaire, la couche externe est très chromophile et se colore en bleu sombre avec l'hématoxyline et en noir intense avec l'acide osmique ; en dedans de cette couche, deux anneaux concentriques, l'un bleu pâle et l'autre bleu foncé (avec l'hématoxyline), puis une partie centrale bleu pâle. Il s'agit donc bien d'apports successifs et cette structure répond parfaitement à ce que montrent les bulbes en voie de développement (fig. LXV) : la partie centrale de la soie se forme la première et l'enveloppe plus ou moins complexe de cet axe se forme tout aussitôt.

Néphridies

Les néphridies de *Chaetogaster diaphanus* ont été bien décrites par VEJDOVSKY ; l'animal en possède trois paires qui sont situées dans les segments sétigères VIII, IX et X. La néphridie n'a pas de néphrostome et communique avec l'extérieur par un pore situé en avant du bourrelet sétigère (fig. IX et X). Le corps de la néphridie est suspendu dans le coelome 1° par deux brides musculaires mésentériques qui sont continues avec le revêtement péritonéal de la néphridie et qui s'insèrent latéro-ventralement sur le pourtour du dissépiment et sur la paroi du corps ; 2° par un cordon cellulaire dépourvu de noyaux mais de même nature que le tissu néphridien, qui se perd dans les basales musculaires de la paroi, un peu au-dessus du néphridiopore, c'est un vestige embryonnaire. L'ensemble néphridien est absolument identique à l'ébauche des néphridies de la région bourgeonnante (fig. LXIX, LXX). La lumière est irrégulièrement caverneuse ; il est cependant possible de reconnaître un canal replié deux fois sur lui-même. Le trajet du canal néphridien tel que l'a figuré VEJDOVSKY¹ est exact ; le parcours est très analogue à celui du tube néphridien à néphrostome des *Stylaria* et des *Dero* (fig. XLIII) avec la différence que le *Chaetogaster diaphanus* possède une boucle

1. LEYDIG (1862) avait reconnu que la néphridie était close et qu'elle était dépourvue de cils.

néphridienne au lieu de deux. Dans les coupes les plus fines ($1\ \mu$),

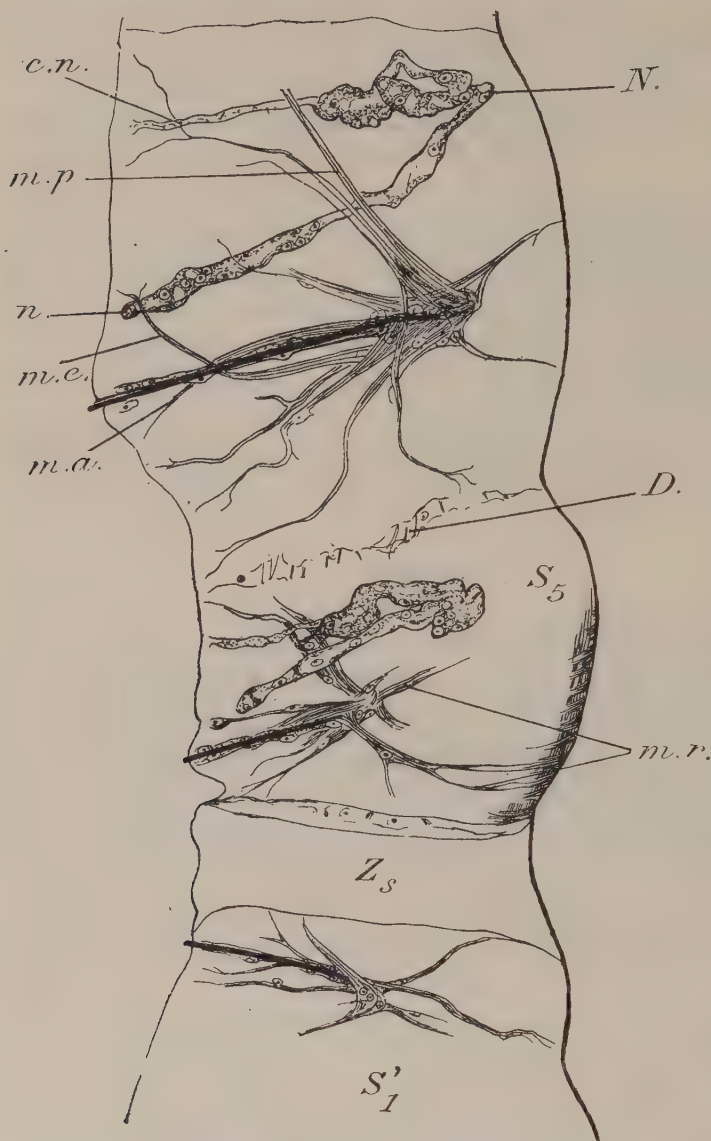


FIG. X. — Coupe sagittale épaisse montrant la musculature des bulbes sétigères.

m. p. : muscles protracteurs; *m. e.* : muscle élévateur; *m. a.* : muscle abaisseur; *m. r.* : muscle rétracteurs; *N.* : néphridie; *c. n.* : cordon suspenseur de la néphridie; *n.* : néphridiopore; *D.* : disséjment; *S₅* : cinquième segment sétigère d'un zoïde; *Zs* : zone de scissiparité; *S'₁* : premier segment sétigère du zoïle suivant.

je n'ai pas retrouvé le système canaliculaire figuré par VEJDovsky non plus que le canal principal, étroit et régulier, observable seulement dans les néphridies en formation. La lumière du canal est limitée par une membrane très mince et dépourvue de cils. Dans la néphridie fonctionnelle, que nous devons opposer à la néphridie des segments nouvellement bourgeonnés, seuls les noyaux et surtout les nucléoles prennent avidement la couleur; le cyto-

plasme syncytial présente dans la partie antérieure et moyenne de la

néphridie cet aspect granuleux et gris, si caractéristique du tissu néphridien ; dans les colorations à l'hématoxyline ferrique qui donnent de si précises différenciations, le cordon cellulaire présente la même teinte gris neutre que la masse néphridienne, de telle sorte que l'ensemble de l'organe segmentaire apparaît toujours très nettement au milieu des autres tissus colorés de divers tons bleus.

• Cœlome

Le liquide cœlomique ne contient aucun élément figuré.

L'endothélium péritonéal se réfléchit autour

de tous les organes et c'est aux dépens de ce tissu que se forment les éléments génitaux, les sacs spermatiques et ovariens, les lames mésentériques, les toiles dissépimentaires et les brides interdissépimentaires.

DISSÉPIMENTS. — Chaque dissépiment a la forme d'une toile circulaire, très mince, tendue perpendiculairement à l'axe du corps. Quand l'animal est en extension, cette toile prend la forme d'une coupe dont la convexité se présente toujours en avant. Elle est parcourue par de nombreuses fibres musculaires radiales qui s'insèrent sur la basale de l'épithélium intestinal d'une part et sur la basale musculaire pariétale d'autre part ; les fibres musculaires circulaires sont peu nombreuses, mais elles circonscrivent de curieuse façon la chaîne nerveuse et le vaisseau ventral (fig. XII). C'est dans ce cadre musculaire neuro-intestinal, que les

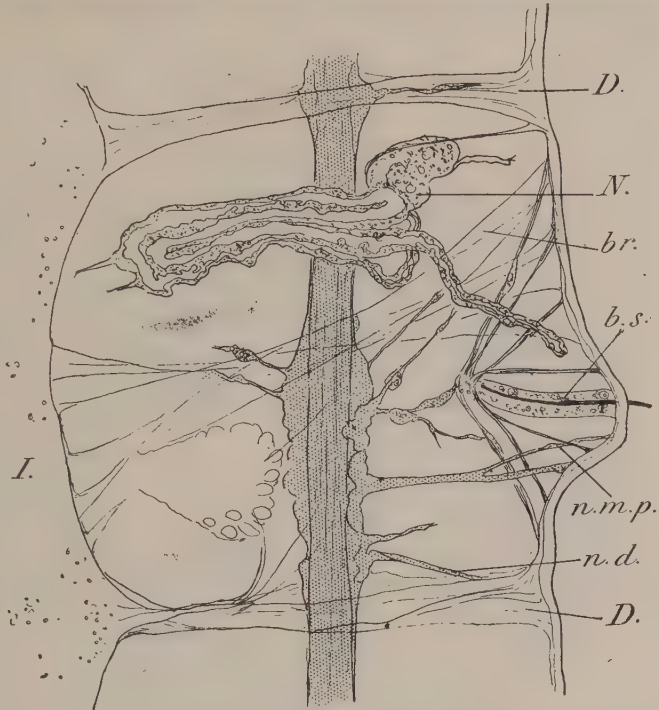


FIG. XI. — Néphridie du *Chaetogaster diaphanus*.

D. : dissépiment ; N. : néphridie ; br. : bride mésentérique ; b. s. : bulbe sétigère ; n. m. p. : nerf musculaire pariétal ; n. d. : nerf dissépimentaire ; I. : intestin postérieur.

dissépiments se laissent traverser par les sacs génitaux ; et c'est la portion de toile dissépimentaire que ce cadre circonscrit, qui se transforme dans les segments mâle et femelle, en sacs testiculaire et ovarien. La toile est continue ; elle ferme exactement la cavité segmentaire et ne permet que l'osmose.

Le dissépiment pharyngo-œsophagien des *Chaetogaster* est surtout

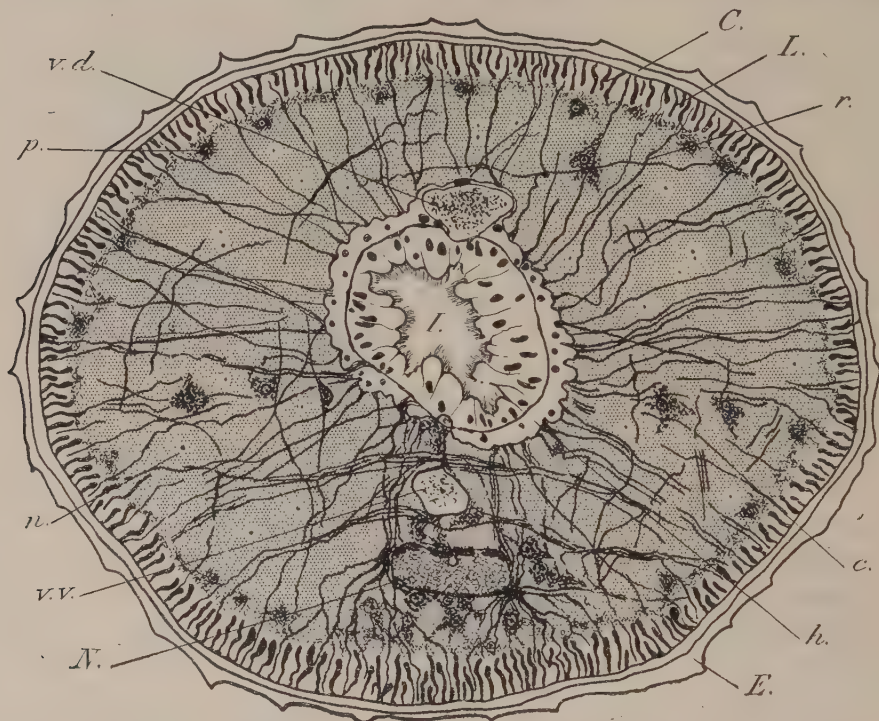


FIG. XII. — Structure du dissépiment.

I. : intestin ; *v. d.* : vaisseau dorsal ; *v. v.* : vaisseau ventral ; *C. N.* : chaîne nerveuse ; *E.* : épiderme
C. : couche des muscles circulaires ; *L.* : couche des muscles longitudinaux (plus développée sur la face ventrale) ; *h.* : cellules chloragènes de l'intestin ; *p.* : cellules péritonéales ; *r.* : fibres radiales du dissépiment ; *c.* : fibres circulaires du dissépiment ; *n.* : un des noyaux de la toile dissépimentaire.

constitué par des fibres circulaires aussi développées que celles du sphincter correspondant ; on conçoit sans peine l'effet de leur contraction sur les vaisseaux ventral et dorsal.

Certains muscles moteurs des bulbes sétigères ventraux, les muscles rétracteurs et quelques-uns des muscles protracteurs s'insèrent sur le pourtour du dissépiment ; quelques fibres des muscles rétracteurs inférieurs s'insèrent au milieu même de la toile et jusque sur l'anneau péri-intestinal.

Comme pour résister pendant l'allongement du corps aux poussées qu'exerce sur elle le liquide coelomique reflué d'avant en arrière, l'insertion pariétale du dissépiment s'étend sur un anneau dont la ligne antérieure est tracée par la toile elle-même, et le ruban annulaire, par l'insertion des nombreuses fibres musculaires du dissépiment. Un grand nombre de cellules péritonéales se trouvent sur la face postérieure du dissépiment et particulièrement dans l'angle que fait ce septum avec la paroi du corps : elles y ont souvent la structure de myoblastes ; ce sont des cellules de soutien, véritables arcs-boutants de l'angle pariéto-dissépimentaire (fig. XII).

On peut considérer le dissépiment comme un plan unicellulaire à structure fibrillaire, dans lesquelles cellules ont perdu leurs limites et dans lesquelles nucléoles des noyaux sont seuls colorables (fig. XIII).



FIG. XIII. — Fragment de la toile dissépimentaire au voisinage de la paroi du corps.

m. : cellule péritonéale, transformée en myoblaste de soutien
p. : cellules péritonéales ; *d.* : cytoplasme fibrillaire du dissépiment avec ses nucléoles.

LAMES MÉSENTÉRIQUES. — Les

lames mésentériques contribuent aussi à maintenir en place le tube digestif ; elles n'existent pas dans les segments pharyngiens, ni dans le segment œsophagien, on les observe en grand nombre dans le segment VII qui renferme l'intestin intermédiaire ; dans un même segment, les plus nombreuses sont celles de la région dorsale. Ces lames mésentériques s'échappent du revêtement somatopleurique et ont un trajet tantôt oblique, tantôt horizontal, parfois même presque vertical ; elles forment en s'entremêlant des réseaux très compliqués et s'insèrent sur la basale épithéliale de l'intestin (fig. XXIII.)

BRIDES INTERDISSÉPIMENTAIRES. — On ne les trouve que dans le segment œsophagien : l'œsophage embrassé par le collier contractile des anses circulatoires transverses n'est rattaché aux parois du corps par aucune lame mésentérique ; pour consolider un espace sollicité à la fois

par les efforts du pharynx musculeux, en avant, et par les résistances de la partie postérieure du corps, en arrière, et pour protéger les troncs vasculaires et l'œsophage contre un étirement possible, il existe deux piliers interdissépimentaires dorsaux qui encadrent le vaisseau dorsal et deux piliers interdissépimentaires ventraux situés un peu en avant

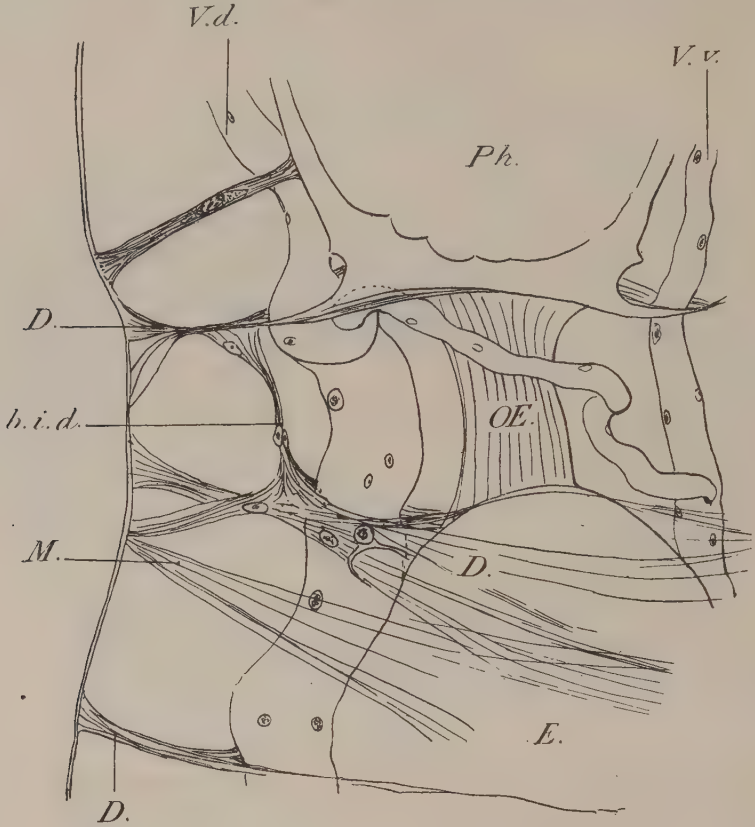


FIG. XIV. — Anatomie du segment œsophagien.

D. : dissépiment ; *b. i. d.* : bride interdissép. dorsale ; *Ph.* : pharynx ; *OE.* : œsophage ; *E.* : intestin moyen ; *M.* : bride mésentérique ; *V. d.* : vaisseau dorsal ; *V. v.* : vaisseau ventral ; *a. c.* : anse contractile.

du vaisseau ventral (fig. XIV). Les brides dorsales sont issues du cercle que forme la toile dissépimentaire du cinquième segment ; elles se dirigent vers le dissépiment 4, à droite et à gauche du vaisseau dorsal ; leurs noyaux sont extraordinairement brillants ; une partie des fibres s'insère sur la paroi du corps au milieu des éléments obliques de l'insertion dissépimentaire postérieure ; on reconnaît, au voisinage des noyaux musculaires, de grosses cellules nerveuses. Le reste des fibres s'attache

au cercle péri-vasculaire de la toile dissépimentaire et dorsalement ; au-dessus des noyaux, la fibre présente un faible épanouissement et ses fibrilles se mêlent à celles du dissépiment 4. Les brides ventrales ont la même structure et sont moins considérables.

Tube digestif

A partir du pharynx, la constitution des parois du tube digestif ne varie pas ; on retrouve dans toutes les coupes, un épithélium cilié à très belles cellules cylindriques. Le pharynx et la bouche sont revêtus d'une couche cellulaire, à cuticule, analogue à l'épiderme. Les cellules de l'épithélium cilié sont particulièrement élevées au niveau des cols et dans l'intestin moyen ; chacune d'elles présente un noyau basilaire et un cytoplasme vacuolaire souvent chargé de gouttelettes très chromophiles,



FIG. xv. — Coupe transversale de la paroi intestinale (1600 d.)

c. : fibres circulaires ; d. : fibres du dissépiment ; g. : cellule mucogène ; h. : cellule chlorogène ; i. : cellule épithéliale ; l. : fibres longitudinales ; p. : cellule péritonéale.

identiques à celles des cellules chlorogènes. J'ai souvent pris ces cellules pour des parasites à la phase de la sporulation, mais la présence d'un noyau éteint (u.) à la base de ces éléments ou bien d'un noyau neuf me mettait en garde contre une telle interprétation. A la base de la couche épithéliale, une multiplication cellulaire permanente assure la rénovation de la paroi intestinale (fig. xv).

Un certain nombre de cellules intestinales secrètent un mucus très liquide qui enrobe les matières alimentaires et les agglutine ; mais ces glandes unicellulaires sont bien plus nombreuses chez les Naïdimorphes

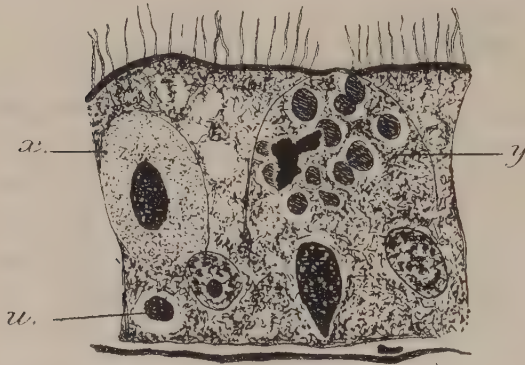


FIG. XVI. — Epithélium intestinal (1800 d.)
x. : élément cellulaire neuf ; y. : élément cellulaire
bourré de grains chromophiles ; u. : noyau éteint.



FIG. XVII. — Eléments épithéliaux morts
rejetés dans la lumière de l'intestin
(1800 d.)

herbivores et limivores ; le mucus qu'elles produisent est aussi plus épais et les aliments végétaux forment une longue masse cylindrique qui mérite

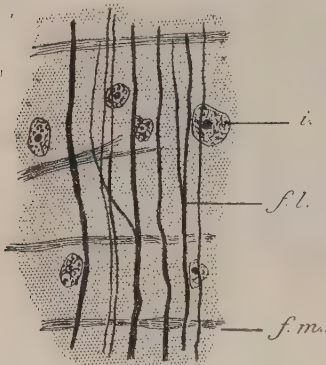


FIG. XVIII. — Musculature de l'intestin
(coupe tangentielle) 1200 d.
i. : noyaux des cellules épithéliales
de l'intestin ; f. m. : fibres muscu-
laires circulaires au-dessous de la
couche des fibres longitudinales (f.l.).

le nom de colonne alimentaire. Les cellules mucogènes ne sont pas ciliées et présentent souvent un petit noyau rejeté au sommet de la cellule tandis qu'à la base s'observent un grand noyau neuf et d'autres noyaux embryonnaires de moindres dimensions ; il est donc possible que ces glandes à mucus soient holocrines. Sur la basale de l'épithélium du tube digestif, s'appuie un système rectangulaire de fibres longitudinales et de fibres circulaires, ces dernières beaucoup moins nombreuses que les premières (fig. XVIII) ; sauf au niveau des cols intestinaux, où elles se multiplient et se rapprochent les

unes des autres ; aux deux extrémités du pharynx, elles forment ainsi deux anneaux énormes qui constituent les sphincters pharyngiens antérieur et postérieur (fig. LXXVII). Sur la basale intestinale s'insèrent aussi les fibres musculaires des disséplements et des brides mésentériques (fig. xv).

Les cellules épithéliales de la paroi du tube digestif peuvent s'écarter les unes des autres pour laisser circuler entre leurs bases le sang du réseau vasculaire péri-intestinal ; nous verrons à propos de l'étude du système circulatoire l'importance de ce sinus capillaire.

Bouche et Pharynx

La cavité buccale a la forme d'une capsule hémisphérique ; des plis qui sont dus à la contraction permanente du sphincter pharyngien antérieur rayonnent autour de l'orifice bucco-pharyngien. Les lèvres sont constituées par l'épiderme réfléchi ; grâce à la présence de fibres musculaires circulaires, la lèvre inférieure peut se froncer ou s'élargir considérablement. Le pharynx figure une longue et large poche plissée à section triangulaire ; sa paroi comprend un épithélium simple à cuticule et une couche de fibres longitudinales ; quelques fibres circulaires l'embrassent dans sa partie moyenne. D'innombrables brides musculaires rattachent le pharynx à la paroi du corps ; par leur contraction, le pharynx s'ouvre largement et peut livrer passage à des proies de dimensions énormes ; chaque bride est formée d'une fibre lisse généralement unicellulaire, renflée en son milieu et aplatie aux deux extrémités ; le noyau s'allonge dans une masse cytoplasmique en fuseau qui occupe l'axe de la cellule, tandis que le sarcoplasme est localisé sur les bords ¹ ; les portions extrêmes de la bride s'élargissent et se subdivisent en plusieurs branches courtes qui s'insèrent sur la basale musculaire de la paroi, et sur la basale musculaire du pharynx (fig. 8, pl. II). On verra pl. II, fig. 7, deux de ces fibres en voie de formation.

Toute la musculature pharyngienne est innervée par les nerfs des deux ganglions dorso-pharyngiens situés au tiers antérieur du pharynx et réunis par une commissure ; chacun de ces ganglions est mis en relation avec les lobes latéraux de la masse cérébrale par un épais cordon fibreux qui chemine obliquement sur le pharynx.

Dès que le *Chaetogaster* sent une proie à sa portée, les muscles longitudinaux du pharynx se contractent et suppriment la lumière du pharynx ; puis les fibres circulaires de la bouche et du sphincter se di-

1. La constitution de ce sarcoplasme est intéressante : il se compose de files de microsomes réunis entre eux par de minces filaments, moins colorables. CERFONTAINE (1890) a noté une constitution analogue dans les éléments musculaires des Lombrics. Mais les microsomes ne se correspondent pas et ne peuvent donner à la fibre un aspect strié. Voir fig. 7, 8. Pl. II.

latent successivement et, tandis que s'efface la contraction des fibres longitudinales, survient brusquement celle des brides pharyngo-pariétales ; la lumière de la poche pharyngienne devient alors énorme, la proie et l'eau qui l'environne se précipitent dans cette cavité béante ; le relâchement des brides et la contraction du sphincter bucco-pharyngien les y enferment ; alors s'ouvre le col œsophagien, la proie traverse rapidement l'œsophage et tombe dans la chambre antérieure de l'intestin (intestin moyen).

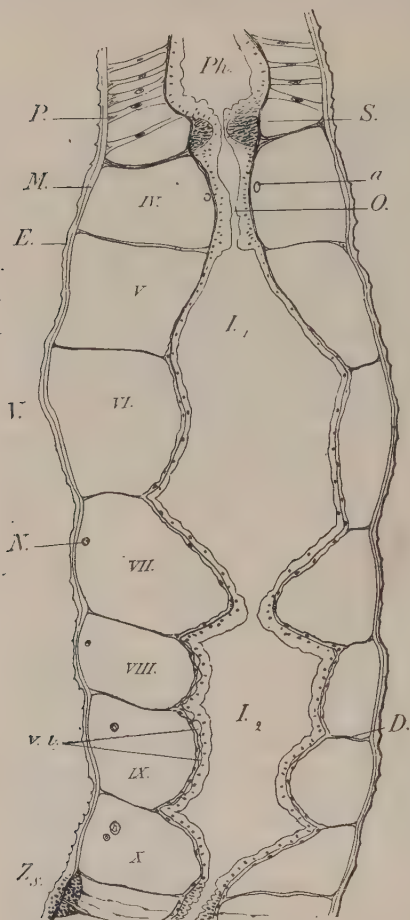


FIG. XIX. — Coupe sagittale de l'animal montrant l'ensemble du tube digestif.

I_1 : intestin moyen ou chambre branchiale ; I_2 : intestin postérieur ou intestin chlorogène ; Ph. : pharynx ; O. : œsophage ; S. : sphincter pharyngo-œsophagien ; P. : piliers pariéto-pharyngiens, M. : musculature pariéto-pharyngiens ; E. : épiderme ; N. : néphridie coupée transversalement ; Z. : indication d'une zone de scissiparité ; a. : anse contractile du V^e segment ou seg. œsophagien ; v. i. : capillaires intestinaux intraépithéliaux ; V. : face ventrale de l'animal.

tales ; la lumière de la poche pharyngienne devient alors énorme, la proie et l'eau qui l'environne se précipitent dans cette cavité béante ; le relâchement des brides et la contraction du sphincter bucco-pharyngien les y enferment ; alors s'ouvre le col œsophagien, la proie traverse rapidement l'œsophage et tombe dans la chambre antérieure de l'intestin (intestin moyen).

DIFFÉRENCES DE STRUCTURE DES MUSCLES. — Les colonnes sarcoplasmiques des muscles circulaires du *Chaetogaster* sont allongées dans le cytoplasme, du côté de la basale musculaire et le noyau est situé du côté de la basale épidermique, c'est-à-dire à la face libre de ces muscles. Le corps cellulaire dans le muscle sétigère est presque entièrement différencié en sarcoplasme et le noyau avec une légère atmosphère protoplasmique est rejeté entre le sarcoplasme et la membrane. Les muscles longitudinaux du *Chaetogaster* ont un sarcoplasme très développé et périphérique comme celui des muscles pariéto-pharyngiens, le noyau et son protoplasme occupent l'axe de ces fibres. Les muscles longitudinaux de la *Stylaria* sont, par contre, de purs myoblastes : la partie cellulaire contiguë à la basale des

muscles circulaires se différencie seule en sarcoplasme.

Tant que le corps cellulaire n'est pas entièrement différencié en sarco-

plasme, le noyau reste donc dans l'axe de la cellule, au sein du cytoplasme. A mesure que s'étend la différenciation, le noyau est refoulé avec une atmosphère protoplasmique de plus en plus réduite vers la surface libre de la cellule.

[Intestin moyen

[La portion moyenne du tube digestif présente souvent un aspect

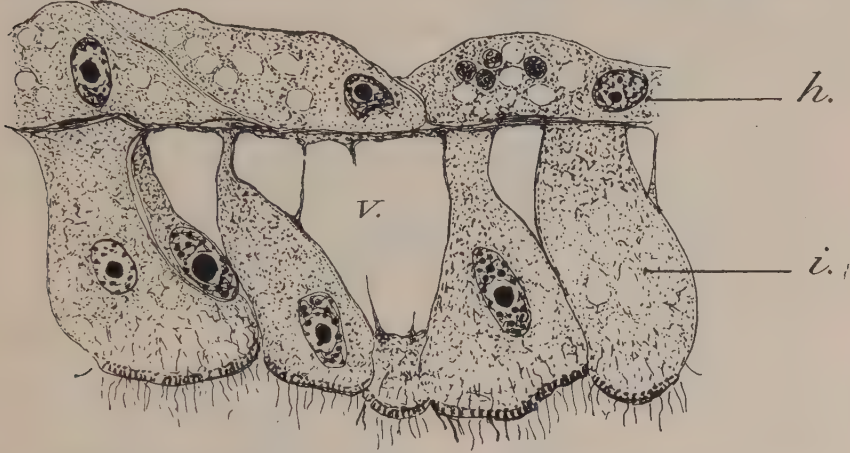


FIG. XX. — Coupe longitudinale de l'intestin postérieur.

v. : Sinus capillaire formé par l'écartement des cellules de l'épithélium (i.) qui n'adhèrent à la basale intestinale que par un pédicule; h. : cellule chloragogène. (1000 d. environ).

bi-strangulé qui est dû à la contraction des fibres circulaires du dissé-
piment (sphincters dissépimentaires) (fig. XXI); un grand
nombre de capillaires sanguins
le parcourent dans le sens trans-
versal et se rencontrent çà et
là avec un capillaire dont le
parcours est longitudinal; les
capillaires longitudinaux sont
plus larges; l'ensemble de ces
canalicules sanguins figure un
réseau très caractéristique qui
rappelle la circulation bran-
chiale des Ascidies; VEJDOVSKY
l'a représenté fort exactement
pl. V, fig. 1, mais il ignorait

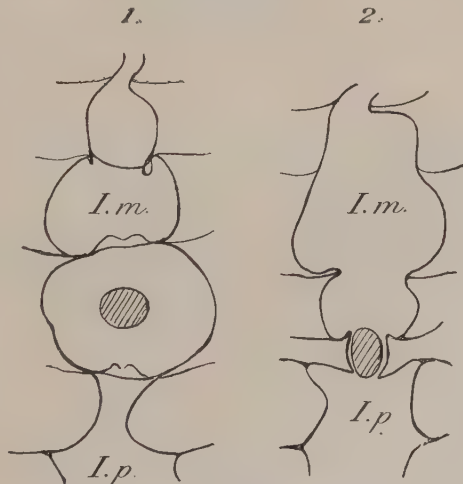


FIG. XXI. — Schémas donnant l'aspect de l'intestin moyen (I. m.) au cours de la digestion et le travail des sphincters dissépimentaires.

l'existence d'un tronc collecteur sanguin qui parcourt l'intestin sur sa ligne ventrale, et qui en est solidaire comme le vaisseau dorsal. LEYDIG (1883) et BÜLOW (1883) ont observé un vaisseau semblable chez le *Chaetogaster cristallinus* et chez les *Lumbriculus*. Je l'ai trouvé moi-même chez la *Styluria lacustris* et chez tous les autres Naïdimorphes.

Nous avons vu plus haut que le sang circulait dans des espaces intercellulaires de l'épithélium intestinal. Ces lacunes intraépithéliales constituent les capillaires. Parfois, et surtout dans les capillaires longitudinaux

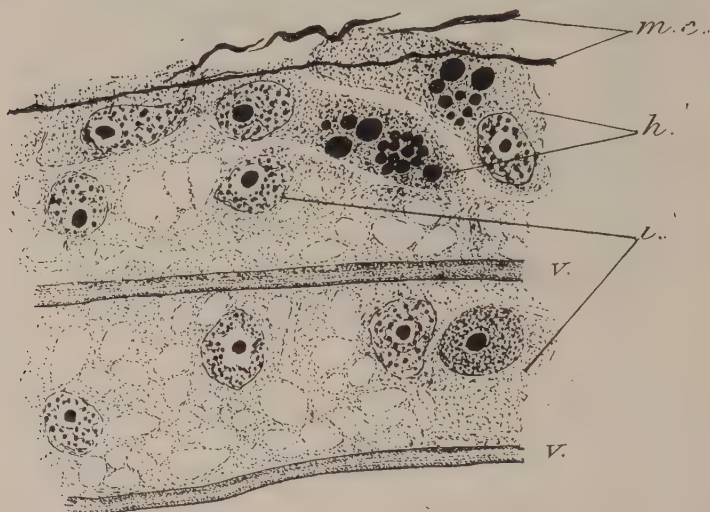


FIG. XXII. — Coupe tangentielle de l'intestin moyen.

v. : capillaires transversaux ; (intraépithéliaux) i. : cellules épith. de l'intestin ; h. : cellules chloragènes (la coupe est un peu oblique) m. c. : fibres musc-circulaires de l'intestin.

une cellule allongée contre la basale se modifie en myoblaste : la partie de son protoplasme en contact avec la basale devient fibrillaire et contractile¹ ; les bords extrêmes de la cellule s'aplatissent et se rejoignent de façon à tapisser l'intervalle intercellulaire, épithélial. La contraction de ces myoblastes aide à la circulation du sang dans les lacunes.

Le revêtement péritonéal de l'intestin moyen renferme peu d'éléments chloragogènes, et ceux-ci sont eux-mêmes peu développés. Les globules qu'ils contiennent sont petits et rares ; aussi laissent-ils à l'organe toute sa transparence ; ils sont colorés en jaune clair et se dissolvent généralement au cours de l'inclusion en laissant de grandes vacuoles.

1. Cette structure a aussi été observée par VEJDovsky en 1906 sur des Oligochètes plus élevés.

L'acide osmique les colore en noir et l'hématoxyline au fer en bleu sombre (fixation au sublimé bouillant). Les globules que l'on trouve dans les cellules épithéliales de l'intestin se colorent de même manière et cela chez tous les Naïdimorphes. VEJDOVSKY a constaté avec raison que les cellules chloragogènes sont fragiles et quittent facilement la paroi du tube digestif, mais un animal délicatement traité ne présente jamais de cellules chloraragogènes errantes.

Intestin postérieur

L'intestin postérieur est très étroit et l'épithélium qui le revêt est plus élevé et plus irrégulier que dans les parties qui le précèdent. Les toiles dissépinentaires des segments VIII, IX, X tendent ses parois et maintiennent béante sa lumière

étroite et sinueuse. Presque toutes les cellules de la couche péritonéale sont chloragogènes et leur activité est telle que cette portion du tube digestif peut être désignée sous le nom d'intestin chloragogène.

Le tronc collecteur du sang qui ne formait aucun relief sur l'intestin moyen, se montre sur l'intestin postérieur aussi volumineux que le vaisseau dorsal ; il émet un peu en avant de chaque dissépiment, un petit vaisseau transverse qui apporte au vaisseau ventral le sang du réseau intestinal. Il y a trois vaisseaux transverses¹ (quatre si l'intestin postérieur s'étend à travers quatre segments). L'abouchement au vaisseau ventral de chaque vaisseau métamérique transverse détermine un

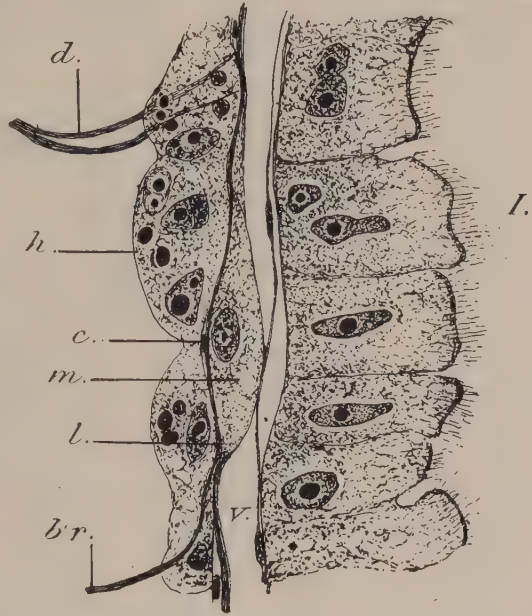


FIG. XXIII. — Coupe sagittale de l'intestin moyen passant à travers un capillaire longitudinal. (v.)

I. : intestin ; m. : myoblaste vasculaire ; l. : fibre musculaire longitudinale de l'intestin ; c. : fibre circulaire ; br. : bride musc. mésentérique ; d. : fibre musc. du dissépiment ; h. : cellule chloragogène.

1. VEJDOVSKY voyait trois paires de vaisseaux métamériques et il les faisait déboucher d'un capillaire intestinal. *System und Morphologie der Oligochaeten*, (pl. V, fig. 2, 1884).

renflement ventriculoïde (fig. xxiv). Le réseau capillaire intestinal est irrégulier et compliqué et à la vérité presque lacunaire. Dans les espaces hémocœliques les plus larges, les cellules élevées de l'épithélium digestif ne sont plus reliées à la membrane basale que par de minces pédicules

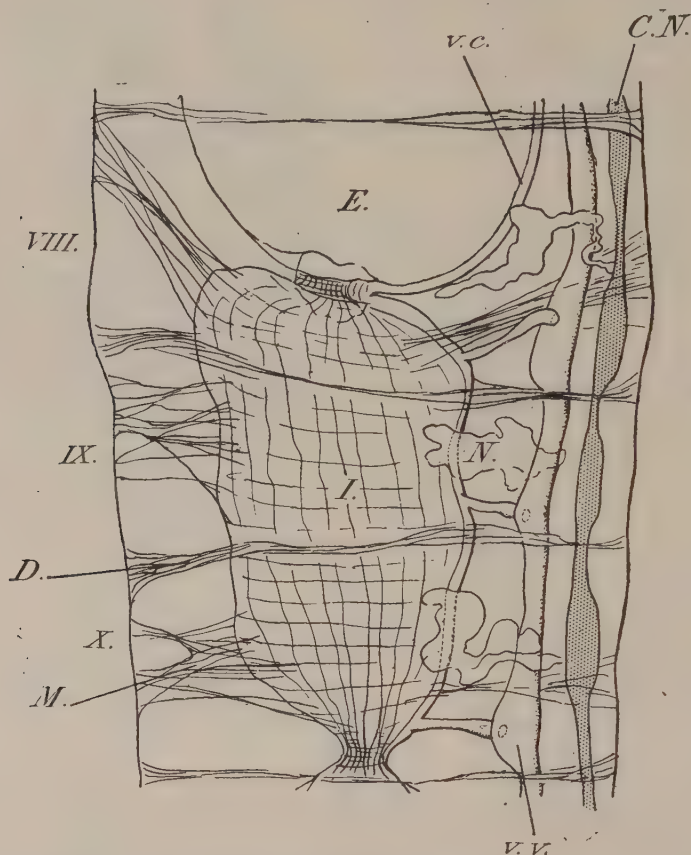


FIG. XXIV. — Rapports du tronc collecteur avec le vaisseau ventral.

v. c. : tronc collecteur ; v. v. : vaisseau ventral ; N. : néphridie ; C. N. : chaîne nerveuse ; E. : intestin moyen ; I. : intestin postérieur ; D. : dissépinement ; M. : brides mésentériques.

(fig. xx ;) la partie proximale des corps cellulaires forme une couche d'épaisseur irrégulière, dont les longs cils occupent toute la lumière intestinale. Chez la *Stylaria lacustris*, la structure de l'intestin postérieur est absolument identique ; il existe aussi des vaisseaux transverses, mais ils sont bien plus nombreux (trente à trente-cinq).

L'anus est formé par la simple soudure de l'épiderme avec l'épithélium intestinal. Il n'y a aucune forme cellulaire intermédiaire entre ces deux

tissus (pl. II, fig. 11, 12, 13). Comment se termine la musculature intestinale ? Le terme de la musculature circulaire pariétale est figuré par plusieurs grosses fibres circulaires qui forment un véritable sphincter anal ; elles ne présentent plus une basale plane, mais anfractueuse et irrégulière et c'est dans les anfractuosités que viennent s'insérer toutes les



Fig. XXV. — Coupe sagittale de la région anale.

I. : intestin ; *m. i.* : fibres musc. longitudinales de l'intestin ; *m. n.* : fibres musc. longitudinales de la chaîne nerveuse ; *m. l.* : fibres musc. longitudinales de la paroi du corps ; *m. c.* : fibres musc. circulaires de la paroi du corps ; *Sph.* : sphincter anal ; *A.* : anus.

fibres longitudinales de l'intestin ; c'est là aussi qu'aboutissent les fibres longitudinales du corps et que s'insèrent les muscles longitudinaux de la chaîne nerveuse ventrale (fig. XXV).

Valeurs physiologiques de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur

Le battement continu des cils de l'épithélium intestinal communique à la masse alimentaire un lent mouvement giratoire de gauche à droite. Les proies aspirées par le *Chaetogaster* tombent dans l'intestin moyen, où elles peuvent s'accumuler en grand nombre, mais elles n'y séjournent pas et ne paraissent y subir aucune modification digestive importante ; par contre, leur séjour dans l'intestin chlorogène est très prolongé ; or, le plexus circulatoire est également développé dans ces deux régions ; il est donc vraisemblable que l'intestin moyen joue un rôle respiratoire. Cette hypothèse avait déjà été émise en 1823 par GRUITHUISEN. La structure histologique de cet organe d'une part (épithélium très aplati et éléments chlorogènes rares et petits) et d'autre part les énormes quantités d'eau que le *Chaetogaster* avale avec chaque proie, plaident en faveur de cette hypothèse.

Pour EDMOND PERRIER, il existe une respiration intestinale en dehors de la respiration cutanée chez la *Dero obtusa* ; cet animal qui vit dans un

tube est déjà pourvu de branchies à la région postérieure du corps. Je remarque, chez les *Dero* et les *Stylaria* comme chez les autres Naïdimorphes, pourvus d'une trompe pharyngienne, que cet organe projeté au dehors occupe toute la largeur de la bouche et qu'il pénètre peu d'eau avec les aliments quand la trompe se retire dans le pharynx. Cette médiocre quantité d'eau suffirait donc à la respiration ? Il faut le croire, car les coupes pratiquées dans l'intestin moyen de la *Stylaria lacustris* montrent une structure épithéliale peut-être plus curieuse que celle des *Chaetogaster diaphanus* et très analogue à celle d'une chambre branchiale : les cellules de l'épithélium sont pourvues de cils courts et nombreux et d'une zone sous-ciliaire, aréolaire ; le corps cellulaire est très surbaissé et creusé de canaux méandriformes ; le pied de la cellule, long et souvent subdivisé, (pl. II, fig. 15, 16) baigne dans une nappe sanguine ; des capillaires vrais, c'est-à-dire limités par une paroi propre, dont tous les éléments proviennent des cellules profondes de l'épithélium intestinal, circulent dans cet hémocœle intraépithélial, entre les pédicules des cellules. La plupart de ces capillaires limités ont un trajet longitudinal, quelques-uns sont transversaux ; un grand nombre de leurs éléments endothéliaux sont des myoblastes vasculaires. De plus nous savons que plus le sang est coloré, plus grande est sa capacité respiratoire¹. Les Naïdimorphes, n'ayant aucune vascularisation tégumentaire, c'est le liquide cœlomique qui satisfait à la respiration cutanée ; or, la capacité respiratoire de ce liquide est très faible. Le sang coloré étant localisé dans le système circulatoire intestinal, qui constitue à lui seul presque tout l'appareil circulatoire des Naïdimorphes (c'est lui qui vascularise les branchies anales des *Dero*), la respiration doit donc s'effectuer chez les Naïdimorphes, au moyen de l'Intestin ; et le renflement de l'Intestin moyen est certainement une chambre respiratoire.

Cela ne constituerait pas un fait nouveau chez les Annélides. Les cœcums ventriculaires des *Amblyosyllis* et les glandes en T de certains autres Syllidiens (*Syllis*, *Eusyllis*, *Pionosyllis*, *Exogoninae*) jouent un rôle respiratoire. COMBAULT (1909) a été amené à considérer les organes de Morren des Lombrics comme une chambre péricsophagienne respiratoire. « Ce manchon œsophagien est creusé dans le tissu conjonctif qui sépare l'épithélium œsophagien de la couche musculaire, et produit un rétré-

1. BOUNHIOL (1902) Respiration des Annélides Polychètes.

cissement de l'œsophage qui oblige l'eau à le traverser. Tout l'organe de Morren est occupé par de nombreuses lamelles branchiales, rayonnant plus ou moins autour de l'œsophage ».

Système circulatoire

L'appareil vasculaire de *Chaetogaster diaphanus* comprend essentiellement : 1° un vaisseau dorsal contractile, qui s'étend sur la ligne médiane dorsale du tube digestif, à travers tous les segments ; 2° un vaisseau ventral, non contractile qui suit entre la chaîne nerveuse ventrale et le tube digestif un parcours parallèle à celui du vaisseau dorsal ; 3° deux paires d'anses circulatoires qui relient les deux troncs précédents, au niveau du pharynx (collier péripharyngien) et dans le segment V (anses contractiles) ; 4° un appareil circulatoire intestinal qui recueille et apporte au vaisseau ventral les produits assimilables de la digestion.

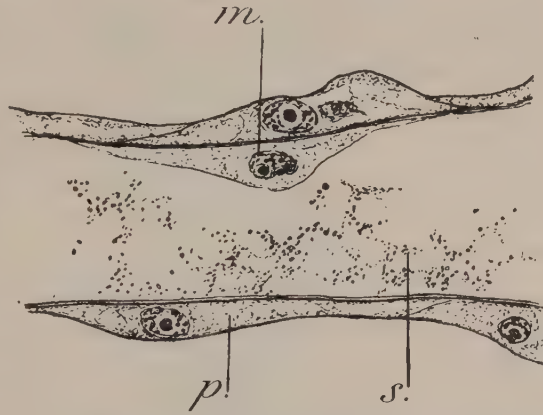


FIG. XXVI. — Coupe du vaisseau ventral montrant le revêtement péritonéal (p.) et un myoblaste vasculaire (m.); s. : sang coagulé.

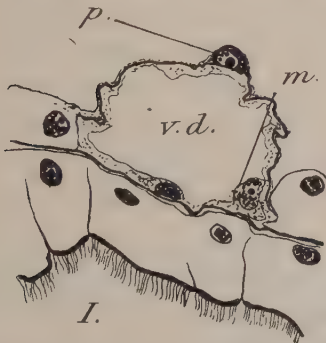


FIG. XXVII. — Coupe transversale du vaisseau dorsal. p. : cellule péritonéale ; v. d. : vaisseau dorsal ; I. : intestin ; m. : myoblastes.

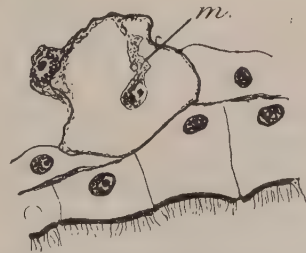


FIG. XXVIII. — Aspect du vaisseau dorsal pendant la contraction.

cellules sont des myoblastes : la partie basale de leur corps cellulaire est contractile et les fibres s'allongent parallèlement à l'axe du vaisseau. Pen-

dant la contraction, le corps du myoblaste se ramasse au point de figurer des éléments piriformes dont la partie massive pend dans la lumière vasculaire (fig. xxviii). Al'endroit où le vaisseau dorsal quitte l'intestin antérieur, ces myoblastes sont particulièrement nombreux et ont inquiété nombre d'auteurs. L'assise péritonéale revêt chaque vaisseau ; quelques cellules de cet endothélium se différencient en éléments contractiles étoilés dont le corps et les prolongements présentent de fines fibrilles. Ces cellules contractiles jouent un grand rôle dans la propulsion du sang qui a lieu d'arrière en avant dans le vaisseau dorsal et d'avant en arrière dans le vaisseau ventral. VEJDOSKY a décrit et figuré des éléments analogues (Herzzellen) chez les Enchytraeidés.

Les vaisseaux dorsal et ventral se terminent en cul-de-sac un peu en avant de l'anús et à ce niveau, le vaisseau ventral se rapproche de la paroi intestinale, au point d'en être solidaire. Peut-être le tronc collecteur intestinal et les vaisseaux métamériques sont-ils les témoignages de cette solidarité primitive.

SANG. — Le sang est un liquide clair, à peine coloré en jaune, qui ne contient aucun élément figuré. Il est coloré en bleu violacé par l'hématoxyline à l'alun de fer et en gris chaud par l'acide osmique ; le bleu est irrégulier et donne au sang l'allure d'un liquide albumineux cailleboté, tandis que le gris est homogène comme une laque. Le liquide cœlomique reste indifférent à l'égard des colorants.

Système nerveux

CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE. — Comme l'ont signalé VEJDOVSKY et ses prédécesseurs, la chaîne nerveuse des *Chaetogaster* n'est scalariforme que dans les segments pharyngiens ; dans tous les autres segments, les deux cordons sont plus ou moins confondus. Chez la *Stylaria lacustris*, au contraire, elle n'est jamais scalariforme. Je n'insisterai pas sur la description morphologique de la chaîne nerveuse ; les figures xxix et xxx montrent suffisamment l'allure qu'elle prend dans les diverses régions du corps. A chaque renflement ganglionnaire ou seulement à un groupe de cellules ganglionnaires, fût-il réduit à deux cellules, correspond toujours un nerf, de sorte qu'en coupes transversales sériées, on peut facilement relever le nombre de nerfs par segment ; ce nombre est, généralement, très grand ; je me suis contentée de figurer ceux qui innervent les principaux organes.

La chaîne est enveloppée d'une couche conjonctive qui maintient contre elle, du côté dorsal, trois muscles longitudinaux assez épais et du côté ventral, de minces fibres musculaires longitudinales, très difficiles à voir. Quand un nerf surgit d'une masse ganglionnaire, les cellules péritonéales se multiplient tout autour, en formant un tissu conjonctif de soutien. Sur tout son parcours, la chaîne nerveuse conserve sa forme de gouttière et le sillon fermé par la membrane conjonctive forme un canal qui ne contient aucune substance particulière et ne mérite en rien le nom de neurochorde qui lui a été donné par certains auteurs ¹.

A l'extrémité de la chaîne, les muscles longitudinaux se réunissent en un faisceau unique qui va se souder à l'an-

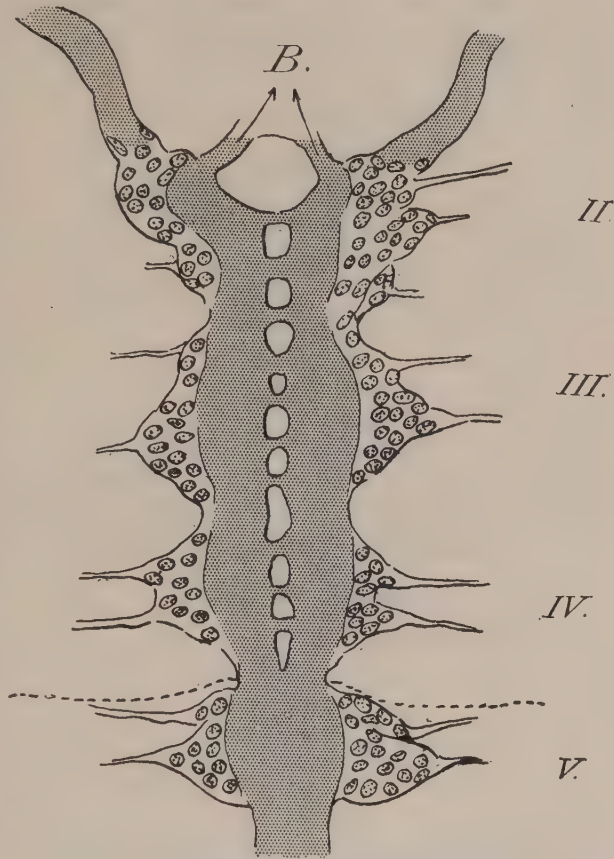


FIG. XXIX. — Chaîne nerveuse dans les segments (II, III, IV, et V). Le segment II est sétigère.
B. : bouche.

1. Chez les *Rhynchelmis*, VEJDOVSKY voit deux canaux primitifs que l'on peut suivre sur les coupes des segments postérieurs; ils sont nettement limités par un double contour et remplis d'une substance homogène et hyaline; l'auteur suppose que ces deux tubes sont rigides sur l'animal vivant.

Chez les Polychètes, ces tubes ont été homologués par KOWALEVSKY à la corde dorsale des Vertébrés tandis que CLAPARÈDE y voyait simplement des « canaux ». Ces canaux n'existent pas chez les Polychètes à système nerveux peu différencié et chez les Syllidiens qui sont de petite taille. Chez les *Polynoë*, ces tubes ont paru être en rapport avec des cellules géantes.

Pour moi, qui ai remarqué l'absence de ces tubes dans le collier et dans la partie scalariforme de la chaîne (segments pharyngiens), ils représentent l'espace qui sépare les deux cordons neurax et cet espace est fermé par l'enveloppe conjonctive et la basale des muscles neurax. Quand cet espace est trop considérable (sillon neural des *Stylaria* des *Dero*), l'enveloppe conjonctive envoie à son intérieur des mailles de soutien qui rendent le canal caverneux.

neau fibreux, circulaire, de l'anus. Entre les ganglions des segments moyens, la structure de la chaîne est particulièrement intéressante : il semble que les deux cordons nerveux se séparent sans s'éloigner cependant l'un de l'autre ; cette apparente délimitation est due à la présence de vacuoles si nombreuses que les deux parties de la chaîne ne sont reliées que par de faibles ponts (fig. xxxi, a, b, c, d) et que le sillon

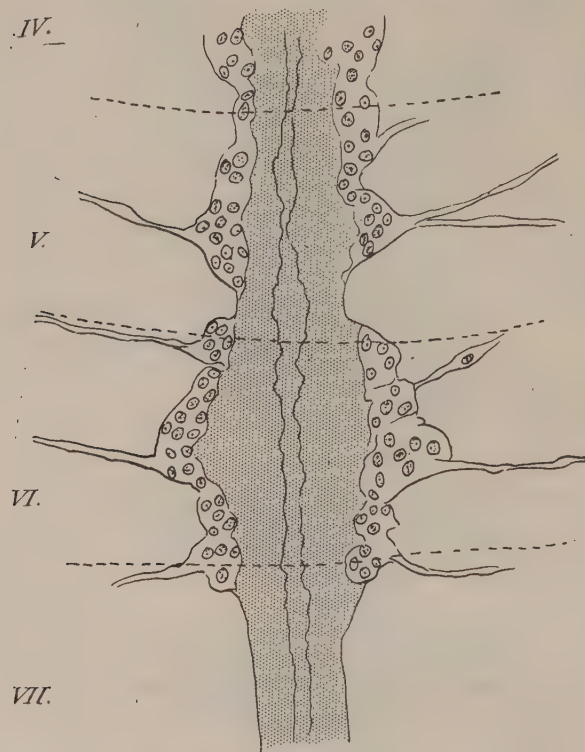


FIG. XXX. — Chaîne nerveuse dans les segments V et VI.

S. : sillon neural ; n. d. : nerf du dissépliment ; n. p. : nerf de la paroi du corps ; n. as. : nerf œsophagien.

normal prend un aspect caverneux. Dans une coupe transversale à ce niveau, on discerne deux à trois vacuoles. Le sillon est souvent comblé par une cellule conjonctive dont le but est évidemment de maintenir solidaires les deux cordons nerveux. En certains points, la gaine conjonctive pénètre jusque dans l'épaisseur de la substance ponctuée (pl. I, fig. 10). Cette substance est difficilement colorable ; une matière granuleuse faiblement chromophile (bleu gris à l'hématoxyline ferrique, gris jaune à l'acide osmique) la par-

tage en polygones irréguliers. Les coupes épaisses font voir qu'il s'agit d'éléments munis de prolongements nombreux et longs, de substance granuleuse, qui s'enchevêtrent au point de masquer la structure cellulaire. Les prolongements forment les masses granuleuses interpolygonales.

Les figures 9, 10 et 12 de la planche I montrent quels rapports existent entre les cellules ganglionnaires et la substance centrale (substance fibro-ponctuée) ; les premières émettent des prolongements nombreux qui se mettent en relation avec ceux des éléments centraux. Sur la figure 9,

pl. I, une cellule ganglionnaire du cerveau, à la base d'un nerf, envoie la plupart de ses prolongements dans la substance centrale et quelques-uns seulement se rendent dans le nerf. Le nerf paraît être constitué par une suite d'éléments identiques à ceux de la substance centrale ; il est nu quand il court sous la basale épidermique, mais il est revêtu d'une mince membrane, depuis le cerveau jusqu'au ganglion intermédiaire.

CERVEAU. — Le cerveau s'étend sur un demi-arc de cercle dorsal qui embrasse étroitement la capsule buccale (fig. xxxii). Il est absolument indépendant de l'épiderme. Les nerfs petits et nombreux qui naissent sur son bord antérieur et sur les branches du collier péripharyngien n'ont pas été représentés ; les principaux troncs nerveux des lobes frontaux sont seuls mis en évidence. Le cerveau comprend deux masses antérieures, trilobées en arrière et largement réunies par un pont ; ce pont se prolonge par un petit lobe coiffé d'une capsule brillante

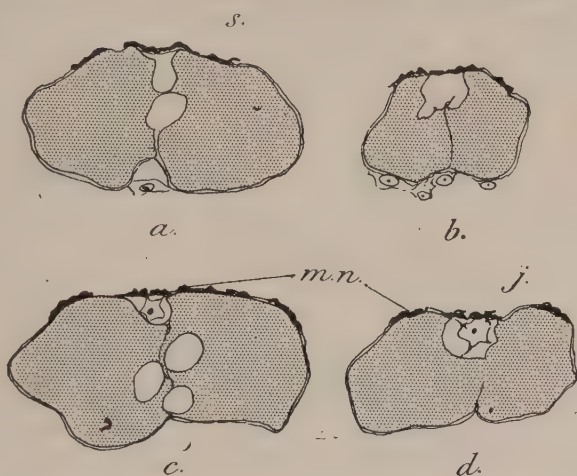


FIG. XXXI. — Schémas montrant les divers aspects de la chaîne nerveuse en coupe transversale, dans les espaces interganglionnaires des segments moyens.

a. : une lacune partage la chaîne en deux parties ; b. : forme caverneuse du sillon neural ; c. : la chaîne présente trois lacunes médianes ; d. : une cellule conjonctive, c. c. occupe le sillon neural ; m. n. : fibres musculaires longitudinales de la chaîne nerveuse ; f. : cellule conjonctive dans le sillon neural (s.)

qui rappelle celle du *Chaetogaster diastrophus* et à laquelle VEJDVOSKY avait donné le nom de « plaquette chitineuse ». On remarque, en outre, dans le lobe antérieur des masses cérébroïdes un petit disque très réfringent.

La plaquette chitineuse de VEJDVOSKY est simplement formée par deux énormes noyaux de cellules ganglionnaires qui s'étalent sur la surface du lobule (pl. I, fig. 8) ; je n'ai pas vu de nerf et le lobule paraît indépendant du pont cérébroïde, mais la même enveloppe conjonctive les recouvre et les soude au vaisseau dorsal.

Les disques réfringents présentent à un fort grossissement, un aspect spumeux ; après fixation et coloration, ils deviennent vacuolaires et

chaque vacuole représente une des balles de matière grasseuse dont l'ensemble formait le disque si brillant sur le cerveau du *Chaetogaster* vivant. Il me paraît impossible, aujourd'hui, de définir leur rôle ; j'ajoute seulement qu'ils sont superficiels et isolés, qu'ils ne fournissent aucun nerf et qu'ils sont logés au milieu de cellules ganglionnaires.

GANGLIONS PHARYNGIENS. — La chaîne pharyngienne dorsale a été bien mise en évidence par VEJDOVSKY ; un gros nerf s'échappe de la face ventrale de chaque masse cérébroïde et se dirige vers la ligne médiane

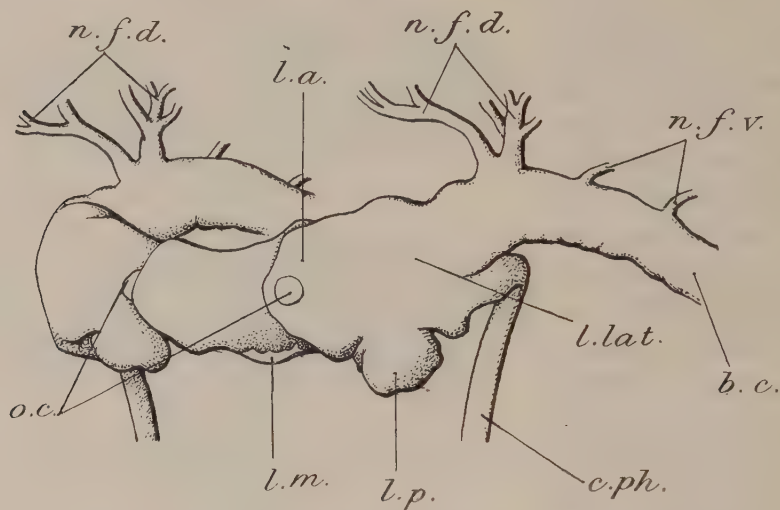


FIG. XXXII. — Cerveau du *Chaetogaster diaphanus* vu de trois-quarts.

l. m. : lobe médian avec sa cupule réfringente. *l. a.* lobe antérieur de la masse cérébroïde latérale droite avec son disque réfringent (*o. c.*) ; *l. p.* : lobe postérieur ; *l. lat.* : lobe latéral ; *l. c.* : branche droite du collier périœsophagien ; *c. ph.* : cordon nerveux pharyngien droit ; *n. f. v.* : principaux nerfs frontaux, ventraux ; *n. f. d.* : principaux nerfs frontaux, dorsaux.

dorsale du pharynx ; il chemine sur celui-ci et aboutit à un ganglion réni-forme ; une bande étroite réunit les deux ganglions qui donnent naissance à tous les nerfs du pharynx.

LIGNES LATÉRALES. — Les anciens auteurs se sont toujours préoccupés de l'existence de lignes nerveuses latérales : ce seraient deux petites chaînes longitudinales de cellules ganglionnaires, situées dans l'épaisseur des téguments, entre les rangées sétigères dorsales et les rangées sétigères ventrales. Je n'ai jamais rien vu qui pût être ainsi interprété chez le *Chaetogaster diaphanus* ; VEJDOVSKY les a relevées sur de jeunes *Chaetogaster*, sur les *Nais* « où elles sont continues et faciles à voir dans les segments moyens et postérieurs » ; selon SEMPER (1877) elles sont repré-

sentées chez le *Chaetogaster* par des groupes de cellules ganglionnaires.

La *Stylaria lacustris* ne présente pas non plus de ligne latérale ; dans la région bourgeonnante, des amas cellulaires latéraux peuvent la simuler ; ce sont des cellules épidermiques émigrant à l'intérieur du coelome entre les muscles circulaires et les muscles longitudinaux du corps et qui demeurent finalement comprises entre la couche musculaire longitudinale et la somatopleure ; les noyaux à chromatine régulièrement répartie rappellent ceux des jeunes cellules ganglionnaires, mais il suffit de suivre l'évolution de ces amas cellulaires pour se convaincre qu'il s'agit des futurs bulbes sétigères dorsaux (pl. II, fig. 6).

Organes génitaux

D'après ERSTED (1845), l'appareil génital du *Chaetogaster Limnaei* est situé dans le deuxième anneau du corps ; on trouve à droite le pénis et les glandes séminales et à gauche les ovaires. Suivant d'UDEKEM (1861), les cellules spermatiques du *Chaetogaster diaphanus* flottent dans le liquide coelomique des segments II et III, sans qu'il y ait indication de testicules, et deux spermiductes les conduisent au dehors ; beaucoup d'ovaires flottent aussi dans la cavité générale ; le lécithe est jaune orange ; dans le segment II se trouvent une paire de glandes capsulogènes ; une ceinture faiblement développée entoure ce segment dans sa portion moyenne ; un ovaire enfin est appendu à la paroi du segment III. Mes propres observations m'ont montré que ces glandes capsulogènes ne sont autres que les réceptacles séminaux ; la ceinture n'est pas faiblement développée, elle forme un anneau très large et complet autour du corps moyen de l'animal.

Les spermatozoïdes d'*Æolosoma*, dit le même auteur, sont libres dans la cavité générale et y achèvent leur développement ; les testicules sont placés sur la paroi dorsale des cinquième, sixième et septième anneaux. L'ovaire se trouve sur la face ventrale du cinquième segment ; les sixième et septième segments contiennent des ovules mûrs, volumineux et blancs ; et sur la paroi ventrale de ces mêmes segments, on observe un organe glandulaire pourvu d'un orifice central par lequel les œufs doivent être pondus. Il existerait en avant de l'appareil génital une paire d'ampoules symétriques et ventrales ; il n'y aurait pas de spermostomes. J'ai observé, au contraire qu'*Æolosoma* possède, non seulement des spermostomes,

mais encore un sac ovarien. A part cela, la description de cet excellent auteur est exacte.

LANKESTER (1869) observe chez le *Chaetogaster Limnaei* un testicule bilobé situé près de l'œsophage ; les spermatozoïdes sont libres dans la

cavité générale ; les œufs sont donnés par deux ovaires symétriques, par rapport à la chaîne nerveuse et flottent dans le coelome ; l'auteur a observé en outre quatre soies génitales très fortes. Selon TAUBER (1873-1874), les *Chaetogaster* n'ont pas de spermathèques, les œufs sortent par des ouvertures latérales ; on trouve une paire de testicules.

VEJDOVSKY (1884) donne la description suivante de l'appareil génital des Naïdomorphes : une paire de testicules dans le segment V (en arrière du dissépiment) ; deux ovaires dans

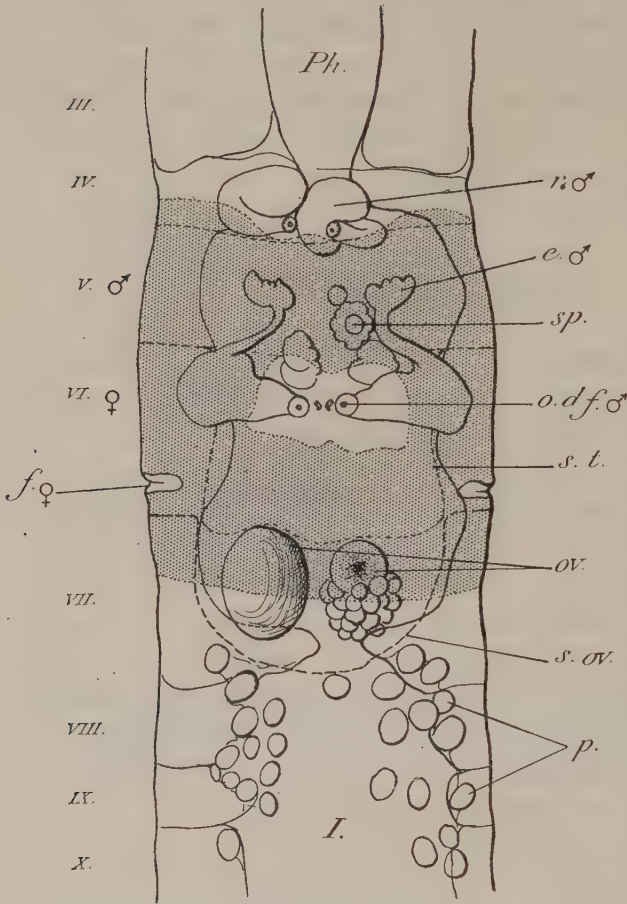


FIG. XXXIII. — Appareil génital du *Chaetogaster diaphanus*.

f. ♀ : orifice de l'oviducte ; r. ♂ : réceptacle séminal ; e. ♂ : pavillon du canal ; sp. : spermatogonies ; o. df. ♂ : orifice du spermiducte ; s. t. : sac testiculaire ; s. ov. : sac ovarien ; ov. ovules ; p. : cellules péritonéales en multiplication.

le segment suivant (VI) ; une paire de spermathèques et deux canaux déférents très courts aboutissent à deux atria dont les orifices se trouvent dans le segment VI ; le pavillon cilié de ces spermiductes est situé en avant du cinquième dissépiment ; les orifices externes sont séparés par un mamelon porteur de deux grosses soies peu flexibles. Les œufs et les

spermatozoïdes mûrs sont contenus dans deux sacs respectifs qui sont parcourus par un vaisseau sanguin. Les œufs mûrs sortent par deux ouvertures latérales placées entre les segments VI et VII. Cette description est absolument exacte, mais l'auteur considérait le lobe céphalique comme un véritable segment alors qu'il est pour moi le lobe céphalique, ou extrémité antérieure du corps. VEJDovsky n'a pu décrire l'appareil génital des *Æolosoma*, car il n'a jamais observé un seul individu sexué ; j'en ai cependant recueilli en grand nombre dans les canaux franco-belges et dans le canal de l'Oureq ; l'époque de la maturité sexuelle des *Æolosoma* correspond au mois de novembre ; les *Chaetogaster* sont sexués pendant les mois d'août et de septembre et les *Stylaria* pendant ceux de juin et de juillet (de même que les *Nais* et les *Pristina*). L'appareil génital des *Nais* a été l'objet des études de PIGUET (1909), mais la spermatogénèse et l'ovogénèse des Naïdimorphes sont mal connues ; je me propose de les traiter dans un prochain mémoire :

j'ai fixé dans ce but un grand nombre d'individus de toutes espèces présentant tous les stades du développement de l'appareil génital ; cet appareil est généralement constitué de la façon suivante :

Dans un même segment, ou dans deux segments successifs, on trouve une paire de testicules et une paire de réceptacles séminaux ; l'appareil déférent mâle et une paire d'ovaires occupent le segment suivant ; on y trouve aussi les orifices spermiducteurs et oviducteurs. DITLEVSEN (1904) commet une grossière erreur en disant que les spermatozoïdes d'*Æolosoma* sont évacués au moyen des organes segmentaires comme chez les Polychètes. Il existe chez ce genre, comme chez les autres, un appareil déférent complet (pavillon cilié, canal déférent, atrium, canal éjaculateur) ; le spermostome est de grande taille et égale celle d'une néphridie tout entière.

Quand les organes génitaux commencent à se développer, la cavité générale du segment porteur de testicules sert généralement de chambre

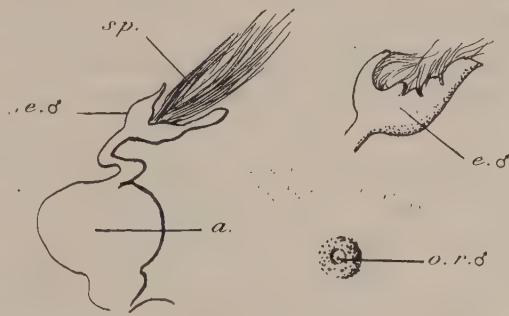


FIG. XXXIV. — Organe déférent ♂ du *Chaetogaster diaphanus* (coupe longit^{le}).
a. : atrium ; e. ♂ : entonnoir cilié ; sp. : spermatozoïdes ; o. p. ♂ : orifice du spermiducte.

testiculaire et celle du segment suivant équivaut à la chambre ovarienne, mais quand les produits génitaux s'accroissent et que se développent les spermathèques et les canaux déférents, les toiles dissépimentaires, qui ferment postérieurement ces segments, sont peu à peu refoulées et forment deux poches engagées l'une dans l'autre (fig. xxxvi). Ce sont les sacs testiculaire et ovarien, dont l'accroissement est tel qu'ils peuvent envahir les cinq segments suivants. Ce refoulement ne s'exerce que sur la portion ventrale des dissépiments, comprise entre l'intestin et le vaisseau ventral; les deux sacs sont donc situés ventralement; les dissépiments les soutiennent et préviennent ainsi la compression du vaisseau ventral, de la chaîne nerveuse et des néphridies (quand celles-ci existent). VEJDovsky avait signalé chez les animaux sexués la disparition des néphridies dans les segments porteurs des éléments mâles et femelles: mais elles n'existent pas dans ces segments, elles ne peuvent donc disparaître. Le genre *Æolosoma* fait seule exception; les néphridies persistent; il est vrai que l'auteur tchèque n'a pas connu d'*Æolosoma* sexués.

La paroi des sacs testiculaire et ovarien est constituée par un double endothélium; l'endothélium externe est généralement pigmenté; un vaisseau sanguin à parcours sinueux qui circule entre ces deux enveloppes s'abouche d'un côté au vaisseau ventral et de l'autre au vaisseau dorsal; c'est un sinus capillaire intercellulaire analogue à ceux du réseau vasculaire intestinal. La vascularisation du sac ovarien est la plus développée: la proportion de lécithe est énorme chez les *Stylaria* et chez les *Chaetogaster*; le lécithe donne une belle couleur jaune orange aux œufs de ces derniers, tandis que ceux de la *Stylaria* sont blanc laiteux.

Je n'ai pu, jusqu'à présent, découvrir les masses ovariennes du *Chaetogaster diaphanus*; le nombre des ovogonies est d'ailleurs fort réduit et cette réduction contraste avec l'abondance des éléments mâles; cela paraît être, d'ailleurs, la règle pour les Naïdimorphes; les *Æolosoma Hemprichi* ont quatre ovules. Dès que se forment les masses testiculaires, on voit les cellules péritonéales de l'intestin chloragogène proliférer très activement et errer librement dans la cavité coelomique, où elles ont l'aspect d'amœbocytes; comme ces éléments étaient volumineux et que je n'avais pas encore observé la présence d'un sac ovarien, j'avais d'abord pensé que c'étaient là les cellules ovogoniales; mais cela ne pouvait être, puisqu'elles sont extérieures au sac ovarien dans lequel les ovogonies poursuivent leur développement.

Selon VEJDovsky, les œufs sont pondus par de larges fentes de la

paroi du corps rappelant les déchirures de la paroi des Polychètes mûrs. FIGUET a prouvé l'existence de petites trompes oviductrices chez les *Nais* ; j'en ai moi-même observé chez les *Stylaria*, elles s'ouvrent à l'extérieur par une sorte de petite boutonnière qui se trouve au fond d'une fossette allongée et latéro-ventrale, placée à la base du clitellum ; ces trompes sont courtes et larges ; elles se développent au moment où les œufs, devenus énormes, sont refoulés du sac ovarien vers le segment femelle, à la suite des pressions exercées sur ce sac par le flux du liquide coelomique et par le remplissage du sac testiculaire.

Les *Æolosoma*, chez lesquels d'UKEDEM a signalé la présence de spermatozoïdes libres dans la cavité générale, possèdent deux spermostomes assez larges et ciliés : le battement des cils appelle les spermatozoïdes vers les

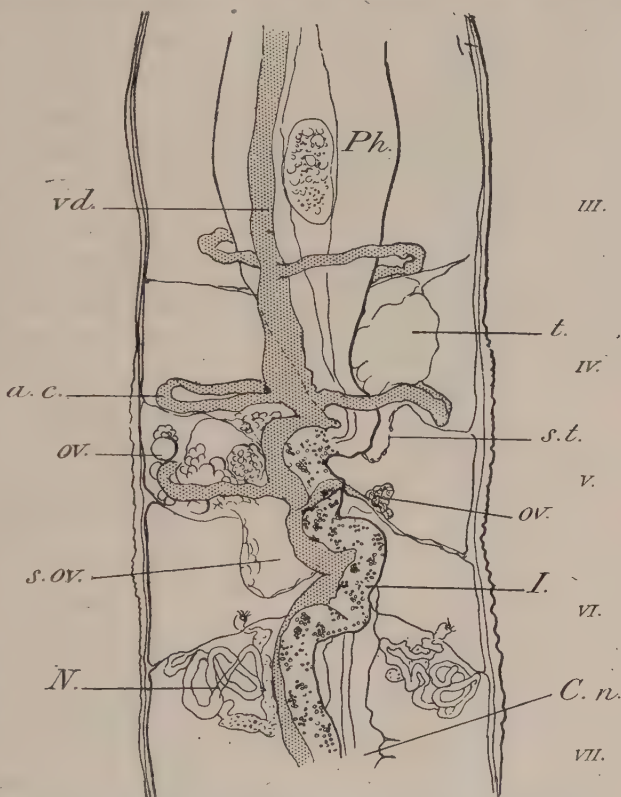


FIG. XXXV. — Ebauche de l'appareil génital de la *Stylaria lacustris*.

t. : testicules ; s. t. : sac testiculaire ; ov. : ovogonies et ovaire ; s. ov. : sac ovarien ; I. : œsophage C. n. : chaîne nerveuse ; N. : 1^{re} paire de néphridies ; a. c. anse circulatoire contractile unissant le vaisseau dorsal (v. d.) au vaisseau ventral ; Ph. : pharynx dans lequel se trouve engagé un infusoire.

deux canaux déférents ; ceux-ci débouchent dans un atrium impair et volumineux qui s'ouvre au dehors par un pore placé au centre de la plage clitellienne ; l'atrium se rétrécit généralement à sa base pour former un petit canal éjaculateur. Le clitellum s'étend depuis la cinquième paire de faisceaux sétigères ventraux jusqu'à la sixième paire : ce sont justement les limites du sac ovarien. Il est assez curieux que les spermatozonies soient libres dans le coelome et que les ovogonies se développent à

l'intérieur d'un sac ; les dissépinements étant incomplets, il est naturel que les éléments mâles se répandent dans la cavité générale ; la poche ovarienne est formée par une invagination du péritoneum des brides musculaires métamériques, qui sont

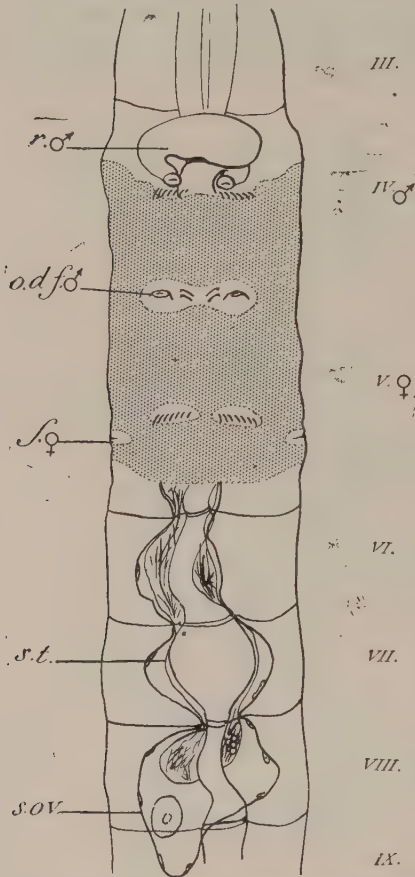


FIG. XXXVI. — Aspect de la *Stylaria lacustris* à maturité sexuelle.

IV ♂ : segment mâle ; v. ♀ : segment femelle ; r. ♂ : spermathèques (réceptacles séminaux) ; O. df. ♂ : orifice du canal déférent mâle situé sur la face ventrale du clitellum ; f. ♀ : orifice oviducteur situé à la base du clitellum et latéralement ; s. t. : sac testiculaire à l'intérieur du sac ovarien (s. ov.). Entre les deux orifices du canal déférent on aperçoit les quatre soies génitales disposées en deux faisceaux.

tendues entre les V^e et VI^e segments sétigères. Les trompes oviductrices sont peu développées, comme celles des autres Naïdimorphes et ne sont pas en rapport avec la taille considérable des ovules mûrs.

Ces trompes ne sont pas fonctionnelles et paraissent n'être que des vestiges. Les œufs ne jouissent que d'un faible espace dans la cavité du sac ovarien ; le sac testiculaire emboîté dans ce dernier provoque son allongement en se développant. Les œufs devenus mûrs s'engagent dans l'ouverture des fentes oviductrices largement ouvertes par suite de la tension des parois de la chambre ovarienne, et sont mis en liberté dans l'eau. Le seul rôle que puissent jouer les pavillons ovariens est le suivant : amener les œufs vers les orifices par le mouvement constant de l'armature ciliaire. Après la ponte, les fentes oviductrices sont déchirées et s'effondrent sur elles-mêmes, ainsi que VEJDovsky l'a noté. PIQUET admettait que les œufs des *Nais* pussent être véhiculés par les cils au travers des petites trompes ; VEJDovsky n'ayant pas

relevé ces organes chez le *Chaetogaster diaphanus* et chez la *Stylaria lacustris* imagine que la ponte a lieu par déhiscence des parois, comme cela s'observe chez un grand nombre de Polychètes.

Clitellum. — La transformation des éléments épidermiques en élé-

ments glandulaires clitelliens s'étend sur deux segments (la moitié seulement du segment sétigère IV et le segment V tout entier chez la *Stylaria*, où les orifices des réceptacles séminaux sont en dehors du clitellum). Chez le *Chaetogaster*, la couche glandulaire s'étend sur les segments achètes V et VI et sur une partie des deux segments suivants ; les orifices des réceptacles séminaux sont aussi en dehors du clitellum. Chez *Æolosoma* le clitellum se réduit à une modification glandulaire de l'épiderme ventral, sur l'espace intersétigère des segments V et VI. Les orifices spermiducteurs et oviducteurs sont dans le clitellum ; le pourtour de ces orifices n'est pas glandulaire, c'est pourquoi ils paraissent occuper le fond de fossettes limitées par le tissu glandulaire de la plage clitellienne. Les soies dorsales des segments couverts par le clitellum finissent par disparaître, tandis que les soies ventrales persistent ; entre les deux orifices mâles, il se forme des soies généralement peu nombreuses, appelées « soies génitales », ou « soies péniales » qui servent dans l'accouplement.

Chap. II. — ÉTUDE DE LA *STYLARIA LACUSTRIS*

Genre *Stylaria* Lamarck.

Esp. *Stylaria lacustris* Linné.

SYNONYMIE. — *Nereis lacustris* Linné, 1767 — *Nais proboscidea* Müller, 1774 — *Stylaria paludosa* Lamarck, 1818 — *Stylinais proboscidea* Gervais, 1838 — *Stylaria proboscidea* Tauber, 1873.

HISTORIQUE. — Anatomie de la *Stylaria lacustris* : GRUTHUISEN (1823), TAUBER (1873-1874). Bourgeonnement : SEMPER (1876). Néphridies, appareil génital, chaîne nerveuse : VEJDOVSKY (1884). Appareil visuel : CARRIÈRE (1885), R. HESSE (1902).

Habitat, mœurs

C'est une des Naïdides les plus typiques. Le corps assez régulièrement cylindrique dans toute sa partie moyenne et antérieure s'amincit vers l'extrémité postérieure ; il est métamériquement pourvu de soies dont les plus longues sont les soies dorsales. Les *Stylaria* des cours d'eau rapides ont ces soies remarquablement longues et fortes ; elles sont plus nombreuses aussi. Deux yeux noirs en croissant et une longue antenne impaire achè-

vent de donner à la *Stylaria lacustris* une physionomie bien particulière (pl. I, fig. 2).

Cette espèce est assez commune dans nos cours d'eau et même dans les petites rivières, pourvu que les eaux soient assez profondes, dans les étangs et dans les lacs, qui sont traversés par des courants. On la trouve à toutes les profondeurs habitées par les plantes aquatiques et dans l'épaisseur des nappes d'algues vertes qui flottent à la surface des eaux. Elle nage avec tant de vivacité et de vigueur qu'elle échappe facilement à ses nombreux ennemis : Hirudinées, Rhabdocœles, *Chaetogaster diaphanus*, etc.

Sa nourriture se compose exclusivement de petites algues et de débris de plantes ; l'animal succombe rapidement dans un milieu dépourvu d'éléments végétaux.

Morphologie

Le corps est d'une grande transparence ; il est faiblement coloré par des pigments d'un jaune assez intense, disséminés sur les quatre premiers segments. Les cellules chloragènes du tube digestif, ainsi que son plexus circulatoire communiquent à la partie moyenne et postérieure du corps une légère couleur jaunâtre.

Les pigments de la région antérieure du corps sont distribués comme il suit : 1° une sorte de selle au-dessus de la bouche qui se prolonge dans les lobes frontaux ; elle présente ainsi une concavité qui suit à peu près le bord de la fosse frontale ; 2° un manchon pigmentaire pharyngien constitué par la splanchnopleure elle-même. Les plus nombreuses de ces cellules pigmentaires se trouvent dans les angles que forment

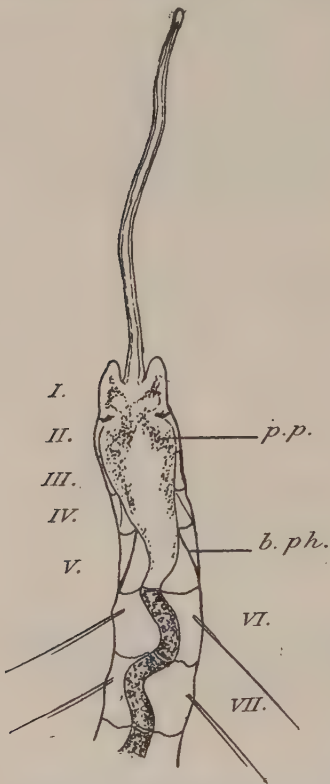


FIG. XXXVII. — Partie antérieure du corps de *Stylaria lacustris*.

p. p. : pigments du pharynx et du lobe céphalique ; b. ph. : muscle rétracteur du pharynx.

les brides et les dissépinements avec le pharynx et sont entraînées avec celui-ci dans tous ses mouvements. Il est remarquable que les Naïdimorphes pourvus d'un épaississement exsertile et d'un corps gustatif soient seuls porteurs de ces pigments : les *Æolosoma* et les *Chaetogaster* n'en ont pas.

La longueur du corps varie entre 12 et 20 mm. et peut atteindre 25 mm. à l'époque de la maturité sexuelle ; durant cette période, où le bourgeonnement est suspendu, l'animal atteint, en effet, son nombre fini de segments. Les animaux sexués mûrs ont, en moyenne, 47 segments, mais ce nombre peut être considérablement dépassé ; j'ai observé des animaux de 57 et 60 segments. Pendant le bourgeonnement, la souche ne dépasse pas 28 à 30 segments et paraît ne pouvoir en compter moins de 18. Le zoïde le plus avancé, c'est-à-dire celui qui termine la chaîne, présente un grand nombre de segments, puisqu'il bourgeonne lui-même. Il arrive ainsi qu'une chaîne quadruple puisse compter plus d'une centaine de segments finis.

Le lobe céphalique a une forme rectangulaire, aplatie. Il présente en avant deux lobes frontaux, disposés de part et d'autre d'une longue et fine antenne extrêmement sensible. On a vu que les pigments pénètrent jusque dans l'intérieur de ces lobes. Ventralement, le lobe céphalique est creusé par une sorte de fosse que limitent les lobes frontaux, les joues et la lèvre

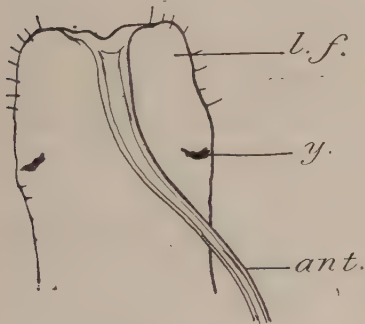


FIG. XXXVIII. — Lobe céphalique de *Stylaria lacustris*.

l. f. : lobe frontal ; *y.* : œil ; *ant.* : antenne.

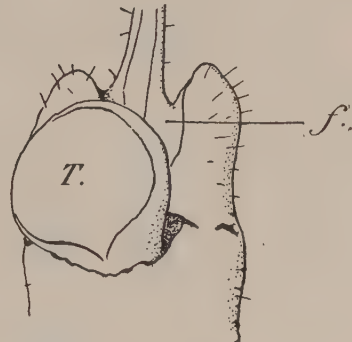


FIG. XXXIX. — Face ventrale du lobe céphalique de *Stylaria lacustris*.

f. : fosse céphalique ventrale ; *T.* : trompe pharyngienne sortie.

supérieure. Tout le segment céphalique, l'antenne elle-même, mais surtout les lobes frontaux, portent des cils tactiles. Les lobes frontaux jouent un rôle sensoriel très important ; ils tâtonnent par mouvements verticaux et peuvent se retrousser à la façon d'un mufler. L'antenne, très souple, très longue et extrêmement mobile, permet une large exploration du milieu en arrière, en avant et latéralement. Sa base élargie surgit de la portion antéro-dorsale du segment céphalique, entre les deux lobes frontaux.

L'extrémité postérieure du corps de la *Stylaria lacustris* diffère selon qu'on la considère chez l'animal bourgeonnant ou chez l'animal mûr.

Chez le premier, l'intestin bourgeonnant de la souche fonctionne comme rectum ; c'est l'intestin des zoïdes, en pleine activité cellulaire ; seuls les tissus qui forment les marges de l'orifice anal de la souche sont

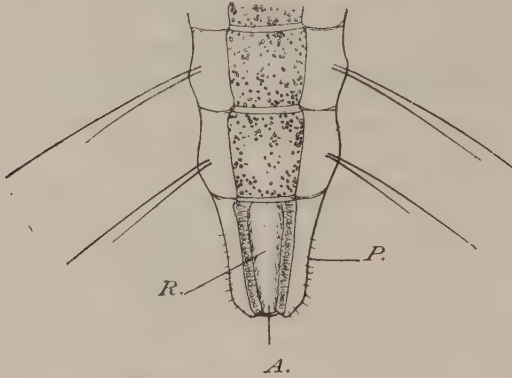


FIG. XL. — Extrémité postérieure de la *Stylaria lacustris* non bourgeonnante.
P. : pygidium couvert de cils tactiles ; R. : rectum ; A. : anus (dorso-terminal).

des tissus normaux ; l'épiderme est pourvu de cellules tactiles en tous points comparables à celles qui abondent sur le lobe céphalique.

Chez l'animal en pleine maturité sexuelle, l'extrémité postérieure du corps se termine par une région achète, dépourvue de néphridies ; les parois du corps passent aux marges anales par une surface oblique ornée de cils tactiles, ainsi que les marges elles-mêmes. La por-

tion du tube digestif qui le traverse n'a pas de cellules chloragènes et constitue le rectum (fig. XL). L'anوس présente quatre lèvres : l'une dorsale, peu prononcée, mais largement échancrée ; l'autre ventrale qui se prolonge et rejette l'anوس dorsalement et enfin deux lèvres latérales un peu plus grandes que la première (fig. LIX).

Épiderme et musculature

Comme chez le *Chaetogaster diaphanus*, l'épiderme est réduit à une seule assise épithéliale, mais la cuticule est plus épaisse ; elle est sillonnée de rides annulaires plus rares, mais plus profondes. Les cellules épidermiques des lobes frontaux sont étroites et columnaires. Les cils tactiles régulièrement distribués sur tout le corps tendent à former autour de chaque segment une sorte d'anneau sensoriel. Ils abondent sur la surface du lobe céphalique : les fibres nerveuses tactiles n'ont plus cette terminaison en bouton que nous avons vue chez le *Chaetogaster diaphanus* ; c'est une terminaison simple et libre dans l'intérieur du poil (pl. I, fig. 6).

La musculature longitudinale est constituée par des myoblastes

typiques dont le cytoplasme et le noyau ne sont pas, comme chez le *Chae-*

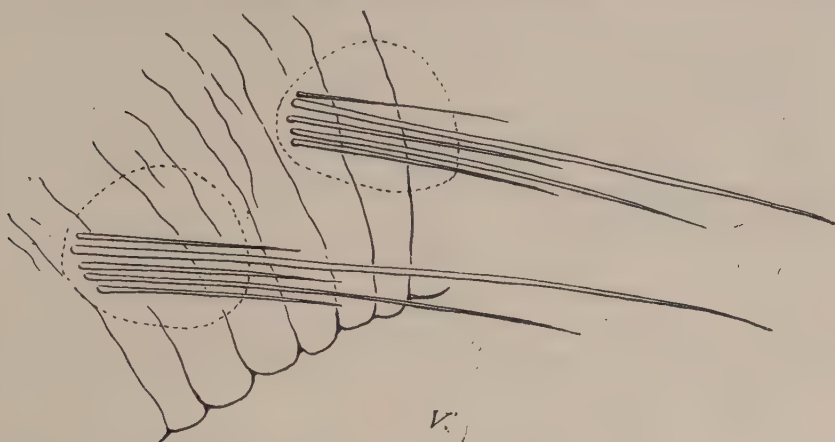


FIG. XII. — Faisceaux sétigères dorsaux et sillons annulaires de l'épiderme.

togaster diaphannus, emprisonnés par le sarcoplasme périphérique¹, mais flottent librement dans la cavité générale (pl. II, fig. 4). La couche circulaire est extrêmement mince à cause de la très grande finesse des fibrilles, mais ses bandelettes, qui sont larges, s'épaississent au voisinage des bourrelets sétigères. Les muscles intervaginaux, que VEJDovsky a signalés et qui rendent les soies dorsales et les soies ventrales solidaires, ont la même structure histologique que les muscles pariétopharyngiens des *Chaetogaster* (pl. II, fig. 7). Les muscles propres aux bulbes sétigères dorsaux se divisent en muscles antérieurs dont la contraction amène les soies en arrière ; en muscles postérieurs qui les poussent en avant et en muscles protracteurs qui les font saillir à l'extérieur. Ils s'insèrent sur le sommet du bulbe d'une part et sur la paroi du corps d'autre part, au niveau des toiles dissépinentaires qui leur sont postérieures. Le rôle des soies dorsales dans la natation est considérable ; elles se trouvent au repos dans un même plan horizontal, mais aussitôt que la *Stylaria* entre en mouvement, les soies s'effacent en arrière, puis reviennent en avant à la façon de véritables rames ; elles sont d'ailleurs



FIG. XIII. — Soie ventrale.
H. : hampe;
N. : nodule;
P. : pied.

1. LEYDIG (1862) et WEISSMANN (1862) ont écrit chez les *Nais* des fibres longitudinales à noyau en bordure. VEJDovsky (1884) situe le noyau de ces fibres sur le bord interne de la bandelette musculaire.

longues et fortes. Comme chez la plupart des animaux filiformes nageurs, les ondulations du corps de la *Stylaria* aident considérablement à sa progression. Ses ondulations figurent des S, tandis que celles des *Nais* et des *Dero* sont en forme de vrilles.

Tous les segments, possèdent des soies ventrales (fig. XXXVI), rangées comme les dents d'un peigne. Les bulbes sétigères ventraux sont rectangulaires et aplatis, tandis que les bulbes sétigères dorsaux figurent des sacs ovoïdes.

Néphridies

La première paire de néphridies se trouve dans le septième segment et tous les segments qui suivent en sont pourvus, à l'exception du seg-

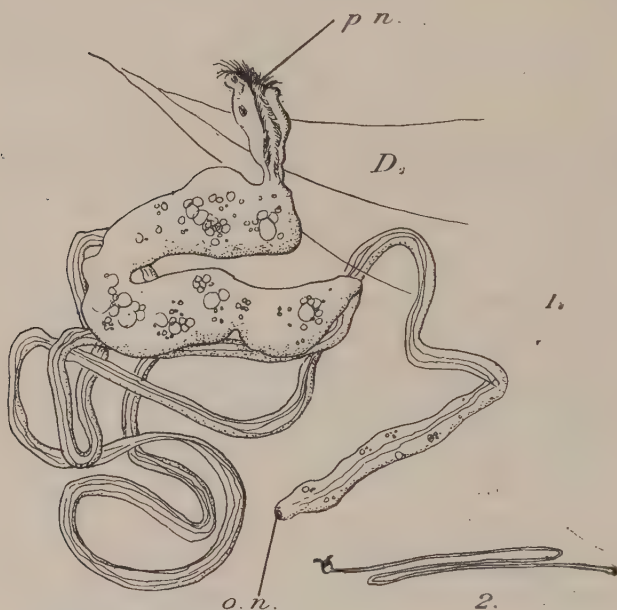


FIG. XLIII. — Néphridie de *Stylaria lacustris*.

1. — p. n. : néphrostome ; o. n. : néphridiopore ; D. : dissépiement.
2. — Schéma montrant les replis du tube néphridien.

ment qui contient la zone de scissiparité¹ et du lobe anal. Elles ont un rôle purement excréteur² et ne servent à aucun moment de conduits vecteurs des produits génitaux ; elles persistent presque toujours dans les segments qui contiennent les organes reproducteurs.

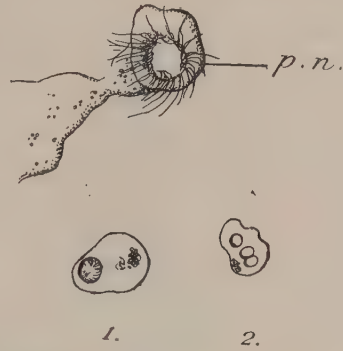
La figure XLIII montre l'aspect général d'une néphridie et la forme de son néphrostome.

Le canal néphridien est irrégulier et ne porte de cils que dans les portions non caverneuses ; le néphrostome lui-même est caverneux. A part cela, la structure de la néphridie est très semblable à celle de la néphridie du *Chaetogaster diaphanus* ; les cellules de la partie lacuno-glandulaire anté-

1. Chez le genre *Æolosoma*, le segment III représente la partie postérieure du segment ($n + 1$) de la scissiparité ; chez les *Nais*, c'est le segment V. Ils ne portent pas non plus de néphridies.

2. SCHMIDT (1874) considérait les néphridies des *Nais elinguis* comme des organes respiratoires.

rieure (qui vient immédiatement en-dessous du dissépiment), contiennent souvent des corps bleu verdâtre ; ces grains surtout nombreux chez les vieilles *Stylaria*, se comportent, vis-à-vis des colorants, comme les globules des cellules chloragogènes. Le mouvement des longs cils du néphrostome le fait osciller sur lui-même ; le tube néphridien se replie deux fois, aussi les sections transversales montrent-elles souvent trois lumières voisines (fig. XLIV) ; il débouche sur la face ventrale du corps, en avant du faisceau sétigère ventral, comme chez le *Chaetogaster diaphanus*.



Tube digestif

L'épithélium buccal, non cilié, possède une cuticule ; on aperçoit sous la lèvre inférieure un muscle transversal épais qui ferme la bouche.

FIG. XLIV. — Néphrostome vu de face. (p. n.)
1. — coupe transversale du tube néphridien en avant du néphridiopore.
2. — coupe transversale du tube néphridien dans sa partie moyenne.

PHARYNX. — La conformation du pharynx est analogue à celle du pharynx de *Dero obtusa*, très bien décrit et figuré par ED. PERRIER (1871) ; l'étude histologique en est fort intéressante : l'épaississement exsertile et préhensile présente un épithélium à cellules très élevées et pourvues de cils drus ; dans la région postérieure de l'épaississement, les cellules épithéliales sont absolument identiques à celles de l'intestin (sans qu'on y retrouve, toutefois, la lacune vasculaire intraépithéliale) et les fibres musculaires circulaires sont très nombreuses ; la portion antérieure, au contraire, présente une cuticule comme la bouche (fig. XXXIX) et il en est de même pour la partie médiane ventrale comprise entre les épaississements latéraux.

Quand le pharynx fait hernie hors de la bouche, il présente l'aspect d'un cornet très épais. Pourvu d'un corpuscule gustatif, cet organe « choisit » dans les débris végétaux ce qui lui convient ; il arrache les petites algues fixées et triture celles qui sont en amas ; après chaque effort, le pharynx rentre ; s'il ne ramène aucun aliment, il n'y a pas de déglutition ; il ne peut donc entrer d'eau qu'avec des aliments et il doit en entrer très peu, comme nous l'avons déjà vu ; les aliments saisis sont emprisonnés très étroitement dans les plis pharyngiens. Les muscles protracteurs du

pharynx s'insèrent au-dessus et au-dessous de la bouche, tandis que les muscles rétracteurs vont de la paroi pharyngienne au cercle dissépinentaire du cinquième segment. La musculature de sa paroi se compose de fibres longitudinales, de fibres obliques et de fibres circulaires, grâce auxquelles l'animal peut saisir les aliments ou les arracher à leur substratum ; l'organe pharyngien mérite donc plus le nom de trompe¹ que celui de langue². Entre les muscles longitudinaux internes, on aperçoit des files de cellules glandulaires, en forme de massues ; la portion massive regarde le cœlome, tandis que la portion effilée est tournée vers la lumière pharyngienne. Les espaces situés entre ces masses glandulaires sont traversés par des fibres du système musculaire de la paroi et sont d'ailleurs comblés par les produits de sé-

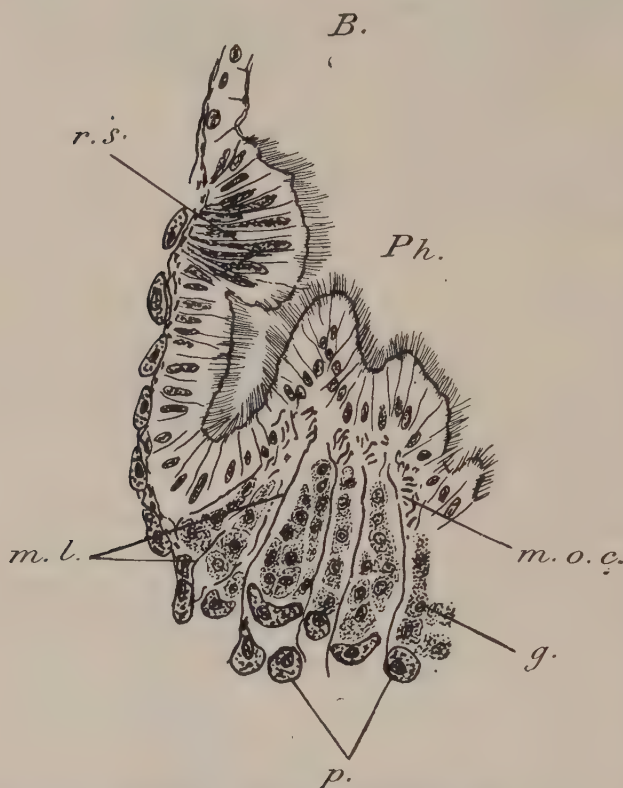


FIG. XLV. — Coupe sagittale de l'épaississement dorso-pharyngien.

B. : bouche ; *Ph.* : pharynx ; *p.* : cellule péritonéale à pigment ; *r. s.* : corps gustatif ; *g.* : cellules glandulaires ; *m. o. c.* : fibres musculaires obliques et circulaires ; *m. l.* : fibres musc. longitudinales.

crétion des glandes. Les cellules péritonéales qui recouvrent le pharynx sont presque toutes pigmentaires.

Le renflement gustatif se trouve sur la région antérieure et dorsale du pharynx. Les cellules sont columnnaires, comme celles des épaissements latéraux, mais le protoplasme est aréolaire et les cils sont moins longs ; au-dessous d'elles se trouve une masse ganglionnaire considérable ;

1. Edm. PERRIER (1871).

2. C. MULLER et SCHMIDT, déjà cités

je n'ai pu trouver en aucun point de filets qui la réunissent au système nerveux central et je n'ai pas aperçu de fibres nerveuses dans l'épithélium gustatif.

L'œsophage occupe les segments V, VI et VII (ce sont les trois premiers segments porteurs de soies dorsales) ; il est revêtu de cellules chloragènes. Dans le septième segment, l'œsophage se dilate brusquement en forme de toupie : c'est le gésier des anciens auteurs que je propose d'appeler chambre branchiale et dont nous avons vu la constitution histologique dans le chapitre précédent. Les cols antérieur et postérieur de cette chambre présentent des cellules columnaires à cils très longs et délicats, semblables, quoique plus hautes, à celles de l'œsophage et de l'intestin postérieur.

La chambre branchiale, qui occupe une partie du huitième segment et tout le neuvième segment, est séparée de l'intestin postérieur par une portion intermédiaire, (comparable en tous points à celle qui, chez *Chaetogaster diaphanus*, se trouvait comprise entre la chambre intestinale antérieure et l'intestin chloragène) et qui s'étend à deux ou trois segments.

Au point de vue histologique, la structure de l'intestin ne diffère pas de celle du *Chaetogaster* ; nous retrouvons le même réseau capillaire intra-épithélial à mailles rectangulaires, le même vaisseau collecteur ventral qui court sur la face ventrale de l'intestin, à partir de la chambre branchiale, sans présenter aucune relation avec le gros tronc ventral ; mais, sur tout le trajet de l'intestin postérieur, ce vaisseau collecteur communique avec le vaisseau ventral par une petite branche transverse dans chaque segment ; le même fait se répète chez tous les autres Naïdimorphes.

CELLULES CHLORAGOGÈNES. — Le revêtement chloragène de l'intestin, parfaitement continu, a préoccupé un grand nombre d'auteurs.

E. PERRIER lui prête une fonction hépatique. Il est certain qu'il joue un rôle dans la physiologie de la nutrition ; il me paraît surtout remarquable que les cellules péritonéales soient chloragènes, là où existe un sys-

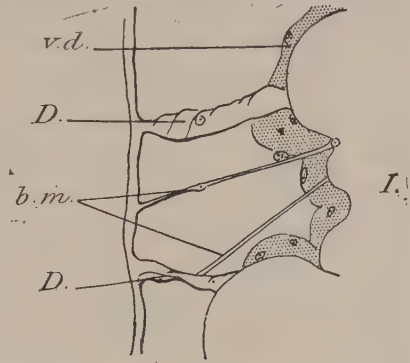


FIG. XLVI. — Coupe montrant les brides mésentériques (*b. m.*) de l'intestin.
I. : intestin ; D. : dissépiement ; v. d. : vaisseau dorsal.

tème vasculaire intraépithélial ; le peritoneum intestinal n'est pas chloragogène sur le pharynx et sur le rectum de la *Stylaria* ; et ce dernier, très nettement visible chez les individus sexués parvenus au terme de leur maturité, ne porte aucune trace de capillarisation ; les *Chaetogaster* présentent un pharynx et un œsophage non vascularisés et dépourvus de cellules chloragogènes. D'autre part, ces cellules glandulaires ne se chargent de granulations colorables que là où l'intestin fonctionne : aussi ne voit-on aucun de ces corpuscules dans les cellules chloragogènes des zoïdes.

Nous avons signalé plus haut, l'analogie que présentaient les grains colorables du tissu néphridien et ceux de l'épithélium intestinal et ce fait curieux, que les plus gros corpuscules des cellules chloragogènes disparaissent au cours de la fixation et de la coloration comme s'ils possédaient par rapport aux plus petits une composition chimique différente. [Les cellules chloragogènes mises en liberté dans le liquide coelomique y deviennent sphériques ; si la paroi du corps de l'animal vient à se rompre, elles absorbent l'eau avec une grande rapidité et les chloragosomes se conduisent à l'intérieur des cellules, à la manière de gouttelettes d'huile qu'un courant osmotique anime d'un mouvement rotatoire ; au bout de quelque temps, la membrane cellulaire se résout et les chloragosomes mis en liberté ne se détruisent pas immédiatement ; leur étude microchimique serait donc possible.] Un autre fait pourrait peut-être préciser la valeur excrétrice de ce revêtement chloragogène : plus la *Stylaria* est âgée, plus les corpuscules sont nombreux ; le même phénomène caractérise aussi le tissu néphridien. *En résumé, les cellules chloragogènes forment un système excréteur lié à la circulation sanguine intestinale ; c'est du sang de cesinus que proviennent les corpuscules qui chargent le tissu chloragogène.* Rappelons que pour ROSA (1903), les « Chloragocytes » des Enchytraeidés servent de réservoirs adipeux et cet auteur pense aussi que les « chloragosomes » sont produits par le sang intestinal et puisés dans le réseau vasculaire intraépithélial (Il chlorago tipico degli Oligochet).

Système circulatoire

Ce système réalise le type schématique de l'appareil vasculaire des Naïdimorphes. D'après les études de PIGUET (1906-1909) relatives à la disposition de cet appareil chez les Nais et chez quelques autres genres et d'après ce que l'on sait sur le système circulatoire des autres

Naïdimorphes, ce système représente, ou bien la réduction du type stylarien ou bien la complication de ce type.

Il comprend : un vaisseau ventral libre dans le coelome, un vaisseau

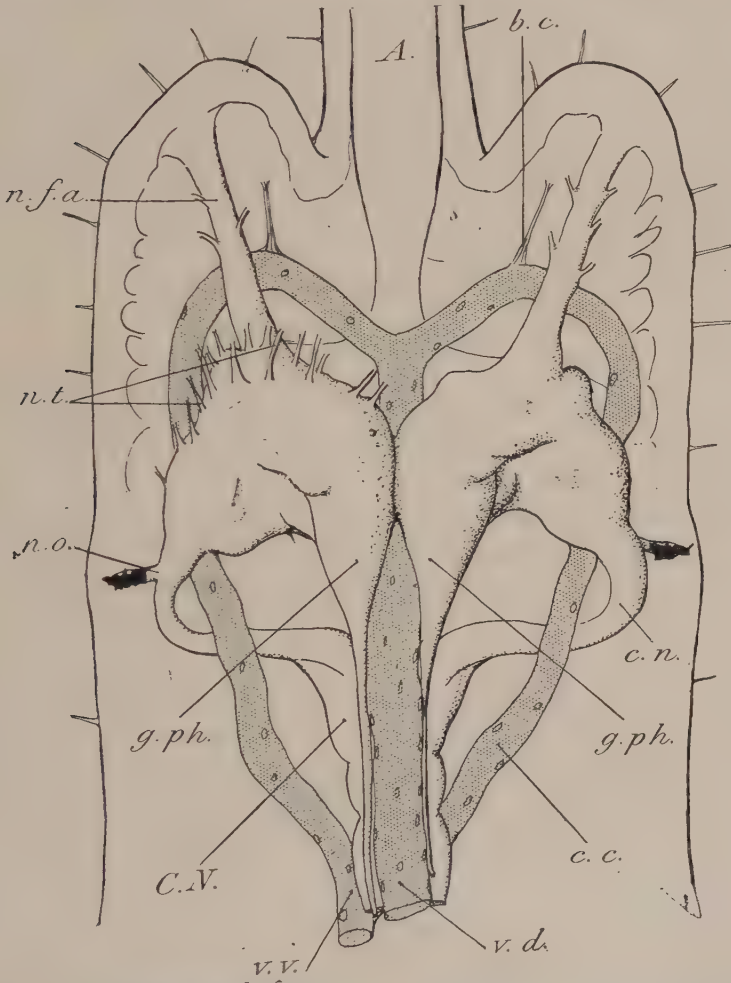


FIG. XLVII. — Cerveau de la *Stylaria lacustris*.

G. ph. : ganglions dorso-pharyngiens ; *n. t.* : nerfs tactiles ; *n. f. a.* : nerf frontal antérieur ; *A.* : antenne ; *b. c.* : bride musculaire rattachant le collier circulatoire à la paroi du corps ; *c. c.* : collier circulatoire péripharyngien ; *v. v.* : vaisseau ventral ; *v. d.* : vaisseau dorsal ; *n. o.* : nerf optique ; *c. n.* : collier nerveux ; *C. n.* : chaîne nerveuse.

dorsal, contractile, solidaire du tube digestif (excepté sur toute la longueur du pharynx), quatre paires d'anses contractiles qui unissent ces deux vaisseaux principaux l'un à l'autre, dans les segments I, II, III et IV. La première paire d'anses constitue le collier péri-pharyngien et

son parcours est parallèle à celui du collier nerveux ; la quatrième paire d'anses, qui est contractile, est la plus développée. Le nombre des cellules endothéliales contractiles du vaisseau dorsal est bien plus grand chez la *Stylaria* que chez le *Chaetogaster* ; elles se trouvent surtout sur la face dorsale de la paroi vasculaire et font office de valvules ; au cours de la contraction de leur base fibrillaire, nous avons vu en effet, que le corps protoplasmique avec son noyau pendait dans la lumière du vaisseau ; il peut la combler et c'est ainsi que le myoblaste vasculaire peut indirectement jouer le rôle d'une valvule, mais ce n'est pas une véritable valvule, comme celles que ROSA (1903) a décrites chez les Enchytracidés. (Le valvole nei vasi dei Lumbrichi).

Système nerveux central

Les deux masses cérébroïdes sont soudées sur leur face ventrale. Un sillon profond les sépare du côté dorsal. Un grand nombre de nerfs s'échappent du bord antérieur du cerveau pour se rendre dans les lobes frontaux : deux d'entre eux sont particulièrement développés et se rendent à l'antenne. Nous avons vu chez le *Chaetogaster diaphanus* les homologues de cette paire de nerfs fronto-antennaires. A la base des branches du collier naissent les deux nerfs oculaires, à trajet court et transversal.

La masse cérébrale est pourvue d'une gaine conjonctive qui se modifie pour donner de nombreux muscles de soutien ; ces muscles vont du cerveau à la paroi. Le paquet nerveux dorso-pharyngien est réduit à deux ganglions coalescents avec la masse nerveuse centrale et qui donnent chacun deux minces filets nerveux qui cheminent sur la face dorsale du pharynx et qui innervent l'épaississement de sa voûte dorsale.

Cette constitution est à peu près celle du système nerveux de tous les autres Naïdimorphes. L'absence d'yeux ou d'antennes n'entraîne aucune modification importante ; tous les Oligochètes herbivores possèdent le même ganglion gustatif dans l'épaisseur de la trompe pharyngienne.

La chaîne nerveuse ventrale présente trois canaux lacunaires presque continus d'un bout à l'autre de la chaîne, alors que chez *Chaetogaster* on observe deux canaux seulement. Ces lacunes sont aussi comprises entre la membrane neurale et l'enveloppe conjonctive (pl. I, fig. 12).

Antenne

L'antenne est creusée jusqu'à son extrémité d'un canal qui n'est que le prolongement de la cavité générale et que le liquide coelomique rend turgescent. Ce canal s'élargit à la base de l'antenne et se continue entre les lobes frontaux ; en cet endroit, il est limité par des petits muscles transversaux, à trajet dorso-ventral, qui comblent la cavité des lobes. Toutes ces travées musculaires soutiennent la plupart des fibres nerveuses tactiles qui surgissent du bord antérieur du cerveau. Les parois de l'antenne ont même structure que les parois du corps : ses muscles longitudinaux, à base épaisse, s'insèrent sur la paroi du lobe céphalique ; le corps et l'extrémité de ces muscles, réduits à quelques minces fibrilles s'insinuent sous la basale épidermique de l'antenne ; aussi l'antenne ne peut-elle se raccourcir. Les fibres circulaires sont limitées à la partie postérieure de l'organe ; la propulsion du liquide coelomique dans la cavité antennaire est assurée par leur contraction.

Les cellules à cil tactile sont peu nombreuses et ne se trouvent que dans la moitié postérieure de l'antenne ; l'extrémité qui est si sensible en est absolument dépourvue. L'appendice, dont la longueur dépasse souvent celle des cinq premiers segments, est si fragile que je n'ai retrouvé dans aucune de mes coupes l'extrême portion antérieure ; je n'ai donc pu observer celle-ci que sur l'animal vivant : elle est constituée par des cellules à noyaux très réfringents ; le grand nombre des granulations grasses et brillantes, semblables à celles des cellules ganglionnaires des cupules cérébroïdes du *Chaetogaster diaphanus* font penser qu'il s'agit de cellules nerveuses d'une exquise sensibilité : il suffit, pour s'en convaincre, d'observer les mouvements d'exploration de l'antenne.

Œil

Cet organe existe chez un grand nombre de Naïdimorphes ; les genres *Dero*, *Chaetogaster* et *Æolosoma* en sont seuls dépourvus. La méthode de coloration par l'hématoxyline au fer est celle qui favorise le plus son étude histologique.

C'est un œil épithélial : les cellules visuelles rangées comme des cellules épidermiques atteignent la cuticule (pl. I, fig. 13) et figurent une petite ligne transversale sur chaque côté de la tête ; les cellules pigmentaires, beaucoup plus nombreuses, forment une gouttière à marges iné-

gales dans laquelle se loge la rangée de cellules visuelles ; l'ensemble est enveloppé d'une membrane très précise. Au-dessus de l'œil et du côté de la plus petite marge, un amas de cellules ganglionnaires s'épanouit en éventail : chaque cellule ganglionnaire est en relation avec chaque cellule visuelle par le moyen suivant : le protoplasme de l'extrémité distale des deux sortes de cellules (sous la cuticule) devient exclusivement aréolaire et il est impossible, en ce point, d'établir la limite propre à chacune d'elles ; on distingue très bien les membranes des éléments ganglionnaires (généralement au nombre de six). Il y a aussi six cellules visuelles ; chacune d'elles présente des vacuoles de toutes dimensions qui furent, sans aucun doute, occupées par une matière qui s'est dissoute au cours des opérations de fixation et de coloration ; cet aspect vacuolaire est un caractère commun à toutes les cellules sensorielles des Naïdimorphes, car les cellules tactiles de la *Stylaria lacustris* offrent la même structure ; elles ont aussi le même noyau arrondi et volumineux à grains chromatiques d'égale grosseur, régulièrement répartis sur un réseau nucléaire net (pl. I fig. 6, 13, 14 et 15). Avec l'hématoxyline à l'alun de fer, les cellules visuelles prennent la coloration gris pâle, caractéristique des éléments nerveux ; les granules des cellules pigmentaires sont d'une jolie couleur

lilas. On trouve entre ces dernières et les cellules visuelles des cavités ovoïdes d'une forme parfaite qui ne résultent certainement pas d'un décollement, et dont les contenus devaient jouer le rôle de cristallins ; elles devaient contenir cette matière liquide et réfringente que l'on voit très nettement sur l'animal vivant comprimé entre lame et lamelle : l'œil presque entièrement jailli de l'épiderme porte à son sommet une petite boule liquide retenue par la membrane oculaire ; les cellules visuelles restent dans l'intérieur de la logette pigmentaire (fig. XLVIII) et rien ne peut nous

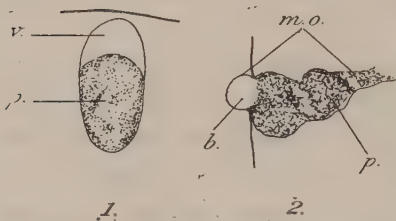


FIG. XLVIII. — Organe visuel de *Stylaria lacustris*.

1. — L'œil, légèrement pressé entre la lame et la lamelle est vu de profil et montre une partie claire antérieure représentant les cellules visuelles (v.) et une partie postérieure rouge brun formée par les cellules pigmentaires (p.)

2. — L'œil est écrasé ; on voit la succession des cellules pigmentaires de la gouttière ocellaire (p.) b. : boule liquide jaillie hors de l'épiderme et retenue par la membrane oculaire (m. oc.) = cristallin.

les révéler. La gouttière pigmentaire, d'un rouge brun, souvent violacé, est comprise entre la cuticule et la basale de l'épiderme ; la marge postérieure seule atteint la cuticule ; la petite palme de cellules ganglionnaires est couchée contre la marge antérieure (pl. I, fig. 15, a., p.). L'alignement

de toutes les cellules est transversal, en sorte que chacune des coupes frontales (2μ) n'a rencontré qu'une cellule visuelle et une cellule ganglionnaire. Les cellules ganglionnaires représentent l'épanouissement d'un nerf très court, issu du collier dans sa partie la plus antérieure et qui aborde perpendiculairement la paroi du corps ; ce nerf optique ne s'épanouit qu'au-delà de la basale.

GRUITHUISEN (1823), VEJDOVSKY (1884), CARRIÈRE (1885), et HESSE (1902) ont apporté à l'étude de l'œil des Naïdimorphes diverses observations intéressantes. GRUITHUISEN dit que cet œil se compose d'une petite quantité de pigments noirs « inclus dans le parenchyme sensitif ». Le second auteur considère l'organe visuel des Naïdimorphes comme une tache pigmentaire contenant généralement des corps réfringents, formée tout au plus de deux cellules, limitée à « l'épiblaste » et située sur la « ligne nerveuse latérale ». CARRIÈRE a donné plusieurs coupes de l'œil des *Stylaria* ; les cellules pigmentaires sont pour lui les véritables cellules visuelles, tandis que de grosses cellules fortement biconvexes et à grand noyau arrondi composent la portion dioptrique. Selon HESSE, les cellules visuelles contiennent des « phaosomes » et de grandes vacuoles « accessoires » qui se trouvent dans la région basilaire des cellules ; il ne fait pas mention des cellules ganglionnaires et comme il faut que les cellules visuelles soient en relation avec les centres nerveux, il croit voir à la base de chacune d'elles une fibre qui suit, dans la basale de l'épiderme, un court trajet et qui doit être nerveuse. Cette fibre traverserait donc la cupule pigmentaire et la membrane oculaire que nous avons cependant vue si parfaitement continue avec la membrane des cellules ganglionnaires. On conçoit que HESSE n'ait pu établir de relation entre ces fibres hypothétiques et le faisceau nerveux optique qu'il a vu aboutir au voisinage de l'ocelle. Nous pouvons, d'ailleurs, énoncer cette loi : *Le prolongement de la cellule sensorielle des Naïdimorphes n'a pas de relations directes avec les centres nerveux ; elle se soude au prolongement distal (ou prolongement centrifuge) d'une cellule ganglionnaire bipolaire et c'est le prolongement proximal (ou prolongement centripète) de cette cellule du ganglion qui se rend au centre optique, où il s'associe avec les prolongements des cellules multipolaires correspondantes.* Si la cellule bipolaire est isolée, on ne trouve qu'une fibre nue, protégée seulement par sa membrane cellulaire ; si les cellules bipolaires se groupent pour former un ganglion, leurs prolongements s'unissent en un nerf protégé par une membrane conjonctive.

Dans l'ouvrage que R. HESSE (1902) a publié sur les organes visuels

des animaux inférieurs, on trouvera une classification d'après laquelle l'œil naïdien rentre dans la catégorie des yeux intraépithéliaux et la cellule visuelle dans celle des cellules à phaosomes.

J'ai déjà montré, au début de cette étude sur l'œil de la *Stylaria lacustris*, que les cellules visuelles demeurent rangées comme des cellules épidermiques dont elles ont souvent les dimensions ; au cours du développement de l'œil, on voit se spécialiser autour des cellules visuelles, dans le sens nerveux et dans le sens pigmentaire, des cellules de l'épithélium épidermique. Les éléments les plus antérieurs, s'allongent du côté basal et ces prolongements sortent de la basale épidermique pour constituer le nerf optique. Les postérieurs se chargent de grains colorés ; les éléments basaux, qui correspondent aux éléments de rénovation habituels subissent aussi la spécialisation pigmentaire. *L'œil résulte donc de la différenciation sur place de cellules de l'épithélium ; c'est un œil épithélial.*

Les « phaosomes » de HESSE sont sans doute de grosses vacuoles, car les cellules visuelles n'offrent aucune autre particularité structurale que celles que j'ai signalées. Voici comment il a décrit les « phaosomes » : « Ce sont des corps allongés, ovoïdes, bien limités, qui prennent faiblement les colorants ; ils se trouvent dans les parties proximale et distale des cellules visuelles. » Sur mes coupes les plus fines (1 à 2 μ), le cytoplasme de ces cellules se révèle presque exclusivement aréolaire ; les vacuoles sont de toutes dimensions ; pour observer les plus petites, il faut apporter la plus grande attention ; les plus grosses sont très nettes. Sur des coupes épaisses, les limites plasmiques de ces dernières sont évidemment plus pâles que le reste du cytoplasme, mais il est impossible de les interpréter comme des phaosomes. Le seul corps figuré est le cristallin.

DEUXIÈME PARTIE

Chap. I. — LE BOURGEONNEMENT ET LA SCISSIPARITÉ DES NAIDIMORPHES

HISTORIQUE. — C'est en 1744 que TREMBLEY remarque pour la première fois une reproduction scissipare chez les Naïdimorphes. O. F. MÜLLER qui étudie en 1771, le bourgeonnement de la *Stylaria lacustris* (*Nais proboscidea* Müll.) observe « une prolifération de l'anneau anal qui produit d'autres segments » ; la *Nais* présente alors deux animaux contigus.

Dès que l'animal antérieur ou souche s'est accru, par un processus analogue, de nouveaux segments, il se sépare en deux : on a ainsi une chaîne de trois individus, chacun d'eux ayant « reçu un tiers de l'anneau anal » ; l'animal médian est le plus jeune. Quand les deux individus postérieurs abandonneront la souche, celle-ci s'allongera par bourgeonnement postérieur jusqu'à sa longueur maxima et se partagera en deux, à peu près dans son milieu.

Le bourgeonnement de la *Stylaria lacustris* a retenu l'attention d'un grand nombre d'auteurs ; SCHULTZE (1849) reprend l'étude de ce mode de reproduction et, après lui, LEUCKART (1851) et SEMPER (1876). SCHULTZE a surtout montré que la reproduction asexuée de la *Stylaria* n'est pas liée à une alternance de générations ; il voit dans le processus qu'il étudie, non pas un bourgeonnement, mais une division, puisqu'une partie de la souche entre dans la constitution du zoïde n° 1, un seul segment du zoïde n° 2 ; les autres segments du corps étant donnés par régénération. LEUCKART soutint de son côté que le processus mérite le nom de bourgeonnement. Ces discussions n'amenèrent aucune connaissance nouvelle sur la question, car elles se basaient seulement sur l'aspect extérieur du phénomène.

ED. PERRIER reconnaît le premier, en 1871, que l'extrémité postérieure du corps de la *Dero obtusa* est en constant accroissement ; ce fait si important avait échappé à l'observation des auteurs précédents. SEMPER (1876), en abordant l'organogénèse des *Chaetogaster* et des *Nais* bourgeonnants, signale le même accroissement, par bourgeonnement, de l'extrémité postérieure du corps ; il voit comme MÜLLER deux sortes de scissiparité : l'une dans laquelle le « bourgeonnement est en retard », l'autre dans laquelle « le bourgeonnement est en avance ». Il remarque, en outre, qu'un même individu peut présenter des phénomènes de scissiparités de durée variable, la première zone de scissiparité apparaissant dans le milieu du corps et la deuxième s'établissant dans le segment qui la précède, de telle sorte que le zoïde n° 2 dérive tout entier d'un seul segment de la souche.

Nous verrons dans le chapitre qui va suivre, combien ceci est faux. On lit avec surprise dans un travail relativement récent de DALLA FIOR (1909), sur l'organogénèse de la *Stylaria lacustris* bourgeonnante, que les données de SEMPER sur le mécanisme de la reproduction asexuée étaient justes en tous points et excellents ; « il ne peut, dit-il, que les confirmer ».

En 1884, VEJDOVSKY, étudiant la reproduction asexuée d'*Æolosoma tenebrarum*, apporte des résultats inexacts : la zone de scissiparité n'est qu'un étranglement du corps suivi de scission et elle n'est pas précédée d'une zone de bourgeonnement.

A dater de cette époque, on se préoccupe peu du bourgeonnement des Naïdimorphes. Les systématistes (E. PIGUET, etc...) se bornent à signaler la complexité des chaînes zoïdales chez les espèces qu'ils étudient, ainsi que l'ordre chronologique des zoïdes. Les recherches de VON BOCK (1898), de GALLOWAY (1899) et de DALLA FIOR (1909) ont surtout trait à l'organogénèse de quelques espèces isolées : *Chaetogaster diaphanus*, *Dero vaga* et *Stylaria lacustris*.

Ainsi, aucune étude approfondie n'a été entreprise sur la reproduction asexuée des Oligochètes Naïdimorphes ; dans le chapitre III, qui est consacré à cette étude, j'ai réuni toutes les observations que j'ai recueillies sur le bourgeonnement des genres Naïdimorphes les plus connus : *Æolosoma*, *Dero*, *Ophidonais*, *Chaetogaster*, *Stylaria*, *Nais* et *Pristina*. J'y donnerai, en premier lieu, les caractères communs de la scissiparité et la situation exacte des plans de scissiparité ; je passerai ensuite en revue les différents modes du phénomène.

Le chapitre IV traitera de l'organogénie des bourgeons de la *Stylaria lacustris* et du *Chaetogaster diaphanus*. Nous aurons l'intérêt d'y comparer nos propres résultats à ceux que SEMPER, VEJDOVSKY, VON BOCK, GALLOWAY et DALLA FIOR ont publiés sur le même sujet.



FIG. XLIX. — Apparition d'une zone de scissiparité dans un segment du corps moyen de *Nais variabilis*, en arrière du dissépinement.

1. — Caractères généraux de la scissiparité

L'extrémité postérieure du corps des Naïdimorphes est presque toujours en voie d'accroissement ; cette activité histogénétique ne cesse, chez quelques espèces, qu'au moment de la maturité sexuelle ; mais chez les autres, elle dure toute la vie.

Il est nécessaire de bien marquer les limites de la zone de prolifération cellulaire : ce sont, d'une part, les segments nouveaux résultant de son

activité et qui se forment d'arrière en avant, de telle sorte que les plus antérieurs sont les plus « finis » et, d'autre part la région anale. Cette zone s'établit, par conséquent, dans le pygidium que l'on appelle souvent « segment anal ». Quand l'animal ne bourgeonne pas, le pygidium est séparé des autres segments du corps par un dissépiment et il présente l'aspect de celui que nous avons décrit chez la *Stylaria lacustris*, dans le chapitre II et dont voici les traits principaux : absence de néphridies et de soies, absence de cellules chloragogènes sur l'intestin, cellules épithéliales de l'intestin non différenciées dans le sens glandulaire, mais ciliées ; épiderme à cils tactiles.

Quand la partie moyenne du pygidium entre en activité cellulaire, elle forme une zone de bourgeonnement qui se trouve en arrière du dernier dissépiment fig. LIX.

Dès que le corps de l'animal bourgeon-

nant s'est accru d'un certain nombre de segments, il apparaît dans une région déterminée du corps une zone de scissiparité ; elle est constituée de la façon suivante : en avant d'un plan de scissiparité se trouve une zone de bourgeonnement (a.) semblable à celle de la région préanale et qui deviendra telle, d'ailleurs, sitôt la séparation des deux individus ; en arrière du plan de scissiparité, les tissus prolifèrent (p.) de manière à régénérer une région antérieure pour le zoïde, c'est-à-dire le lobe céphalique et les segments sétigères traversés par l'intestin antérieur (pha-

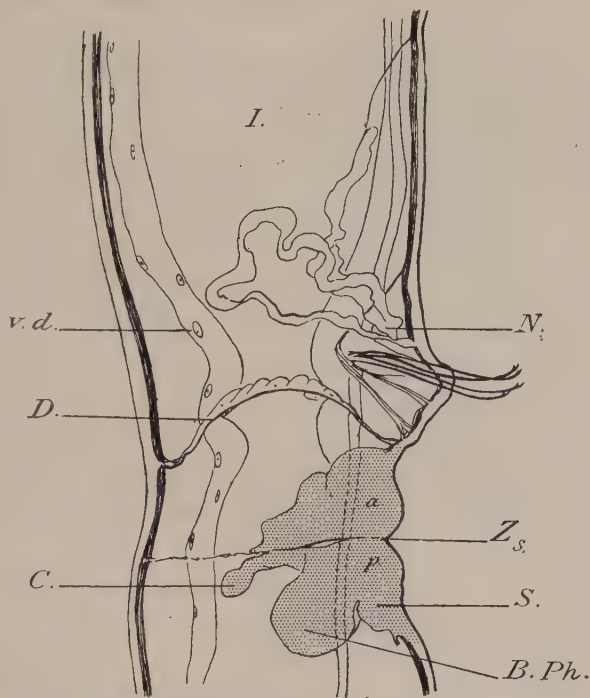


FIG. L. — Apparition d'une zone de scissiparité chez le *Chaetogaster crystallinus*, (segment XI), en arrière du dissépiment.

I. : intestin ; N. : néphridie ; D. : dissépiment ; v. d. : vaisseau dorsal ; Zs. : plan de scissiparité ; a. : zone de bourgeonnement antérieur ; p. : zone de bourgeonnement postérieur dite zone de céphalisation ; S. : ébauche d'un bulbe sétigère du segment buccal ; C. : ébauche du collier nerveux ; B. Ph. : ébauche buccopharyng.

ryn timer œsophage) ; ces segments sétigères sont au nombre de quatre chez les *Chaetogaster*, de deux chez les *Æolosoma*, de quatre chez les *Dero*, *Nais*, *Stylaria* et *Ophidonais* (avec en plus, la partie antérieure du cinquième segment) et de six chez les *Pristina*.

2. — Place de la zone de scissiparité

On place généralement la zone de scissiparité « au niveau du dissépiment », « entre deux segments ». Cette notion est répandue dans un grand nombre d'ouvrages, et notamment dans ceux de ED. PERRIER (1871), TAUBER (1873), SEMPER (1875-1877), VEJDOVSKY (1884), BOURNE (1885), VON BOCK (1898), WETZEL (1902) et DALLA FIOR (1909). Ces trois derniers auteurs se sont élevés contre l'opinion, que ZEPPELIN (1883), avait adoptée après les travaux de KENNEL (1882) sur le *Ctenodrilus pardalis* : les zones de scissiparité de ce Polychète bourgeonnant se forment dans les segments en arrière des dissépiments. ZEPPELIN entendait que le caractère fut étendu aux autres *Ctenodrilus* et aux *Nais*.

Dans le Traité de Zoologie d'ED. PERRIER (1897), on lit, p. 1714 : « Ce sera, d'ailleurs, désormais, une règle constante pour les Naïdimorpha : que les phénomènes de production des tissus nouveaux auront toujours pour point de départ les dissépiments. »

En 1899, GALLOWAY trouva chez les *Dero obtusa* des faits identiques à ceux qu'avait observés KENNEL sur les *Ctenodrilus pardalis*. Au mois de juin 1914, l'état de mes recherches sur le bourgeonnement et la scissiparité des Naïdimorphes me permettait d'affirmer que : toute zone de scissiparité et toute zone de bourgeonnement s'établissent toujours en arrière du dissépiment.

Nous avons vu, dans le chapitre I, relatif à l'étude de *Chaetogaster diaphanus*, la constitution du dissépiment et son caractère musculaire ; il est peut-être utile de rappeler son rôle et ses rapports avec tous les organes du segment : il est le lieu des points d'insertion d'un grand nombre de muscles postérieurs du bulbe sétigère ; il maintient en place dans la cavité générale le tube digestif et les troncs vasculaires ; il supporte le néphrostome ; ses fibres radiales étant les plus nombreuses, il peut être dilatateur de l'intestin et constricteur des vaisseaux sanguins ; grâce à ses fibres circulaires, il peut mériter le nom de sphincter dissépimentaire ; il protège enfin les organes du corps contre les refoulements brusques du liquide cœlomique qu'il partage en flux partiels et successifs : c'est là

son rôle essentiel, puisqu'il s'agit d'animaux vifs à vaste cavité générale. Nous avons vu qu'il persiste quand les organes génitaux se développent et que ceux-ci le traversent seulement, sans modifier en aucune façon sa musculature.

Les observations de KENNEL ont prouvé que les Polychètes présentent une zone de scissiparité jouissant des mêmes propriétés, par rapport au dissépiment, que celle des Naïdimorphes.

En 1898, VON BOCK écrivait que le dissépiment de la scissiparité se divise en deux lames, dont l'une ferme la cavité de la souche et l'autre la cavité du zoïde. « Cela se voit, dit-il, sur les coupes longitudinales et sur le vivant. » Examinons les figures 7 et 8 de la pl. III, qui représentent des coupes longi-

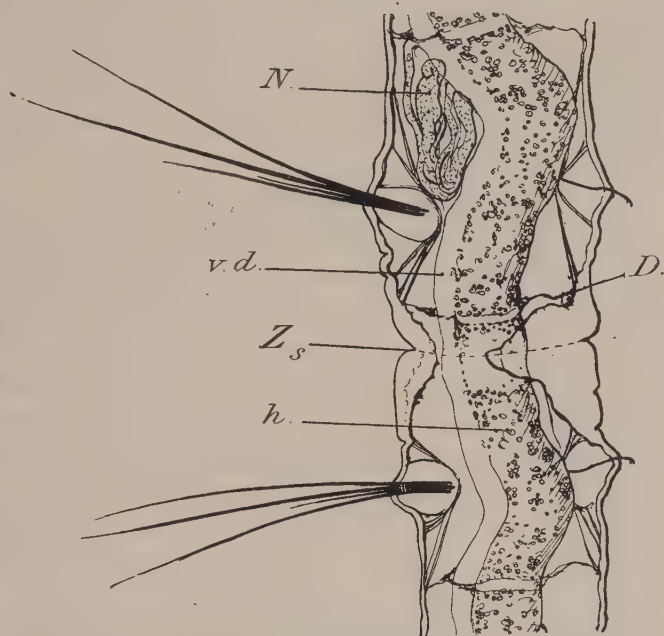


FIG. 11. — Zone de scissiparité apparue dans un segment du corps moyen de la *Pristinia longiseta*, en arrière du dissépiment (D.)
Zs : ligne de scissiparité ; v. p. : vaisseau dorsal ; h. : revêtement chloragogène de l'intestin ; N : néphridie.

tudinales de *Chaetogaster diaphanus* : fig. 8, le dissépiment adulte se trouve en avant de la zone ; je le qualifie d' « adulte » parce qu'il est formé de fibres musculaires très colorables, parce que les noyaux n'ont plus que leurs nucléoles, caractères du dissépiment fonctionnel. En arrière de la zone, on trouve un dissépiment analogue. Aussitôt que l'épiderme s'épaissit, par suite de la multiplication de ses éléments, les cellules péritonéales de la même région, se divisant aussi vont édifier des brides tendues entre l'intestin encore intact et la paroi du corps ; ces brides, formées de cellules étoilées, constituent deux plans très proches l'un de l'autre, mais séparés par le plan de scissiparité : VON BOCK les a pris pour les deux feuillets d'un dissépiment délaminé,

comme si un plan musculaire fonctionnel, hautement différencié, pouvait soudain reprendre un état embryonnaire et se diviser en deux plans nouveaux. Des exemples d'un tel phénomène n'existent pas, et VON BOCK, pas plus que moi, n'a assisté à cette soi-disant délamination. La région qui bourgeonne et qui devient fragile a besoin d'être consolidée et les deux plans de brides tendues jouent indubitablement ce rôle ; les cellules embryonnaires des brides se différencient rapidement dans le sens musculaire et le plan antérieur devient un dissépiment vrai qui ferme la cavité de la souche ; l'autre plan reste discontinu et soutient l'ébauche cérébrale ; les muscles cérébro-pariétaux et ceux du collier nerveux en sont les vestiges.

Dans la figure 7, pl. III, qui représente la région postérieure d'une chaîne zoïdale, on trouve l'indication d'une zone de scissiparité : les amas cellulaires proliférés sont dans le segment en arrière du dissépiment.

Les fig. XLIX, L et LI du texte et les fig. 5 et 6, pl. III, représentent les régions du corps de divers Naïdimorphes dans lesquelles apparaît une zone de scissiparité : ces esquisses ont été faites d'après des animaux vivants. La coloration de l'intestin, due aux cellules chloragogènes de son revêtement péritonéal et qui cesse au niveau des dissépiments, rendait la zone plus apparente encore : elle se trouve en arrière du dissépiment ; le fait est net chez tous les *Chaetogaster* vivants, bien que le revêtement chloragogène de leur intestin soit incolore ou presque (fig. 4, pl. III) et (fig. L du texte).

Sur des animaux montés au baume de Canada, cette apparence peut n'être plus possible, par suite de la décoloration du revêtement chloragogène et à cause de la contraction du corps, car les animaux fixés perdent un cinquième au moins de leur longueur normale. Alors la zone de scissiparité paraît parfois se confondre avec le dissépiment.

3. — Principaux types de scissiparité

Deux facteurs principaux interviennent dans le double phénomène d'accroissement et de multiplication scissipare .

- 1° La vitesse spécifique du bourgeonnement.
- 2° La précipitation des scissiparités.

Le second facteur est lié, non pas à l'espèce, mais au genre. La considération de ces facteurs amène à distinguer deux premières catégories de Naïdimorphes :

I Genres à scissiparité lente : *Dero* et *Ophidonais*.

II Genres à scissiparité hâtive ; elle comprend tous les autres Naïdimorphes. Cette seconde catégorie peut, à son tour, se subdiviser en :

a Genres à scissiparités naïdiennes : *Nais*, *Æolosoma*, *Chaetogaster*.

b Genres à scissiparités stylariennes : *Stylaria*, *Pristina*, *Macrochaetina*.

Avant de passer à l'étude de ces modes de scissiparités, il convient de donner un aperçu rapide sur les différences anatomiques ou biologiques qui répondent à chacun des modes.

Les deux catégories ne présentent pas de véritables différences anatomiques, mais les genres à scissiparités lentes sont précisément des formes lourdes et paresseuses. Les *Dero* vivent dans des tubes d'où ils ne sortent qu'à l'époque de la maturité sexuelle ; en relation avec cette vie sédentaire, les *Dero* sont pourvus de branchies à l'extrémité postérieure du corps et leur respiration intestinale est très développée (sang rouge vif). Les *Ophidonais* ne nagent pas ; elles s'enroulent autour des tiges des plantes aquatiques et progressent le long de leur support, à la façon des serpents ; ce caractère leur a d'ailleurs valu leur nom (*Ophidonais serpentina*). Elles sont extrêmement paresseuses.

Les deux genres ont un corps également long et divisé en un très grand nombre de segments.

D'une manière générale, nous pouvons dire que la reproduction scissipare est d'autant plus développée que les animaux sont petits, agiles et comptent peu de segments ; ainsi sont les *Pristina*, les *Æolosoma*, les *Nais*, les *Chaetogaster*. La *Stylaria lacustris*, longue et à segments nombreux, fait seule exception à cette règle ; mais elle est mince et d'une vivacité surprenante.

I. — GENRES A SCISSIPARITÉS LENTES : *Dero* et *Ophidonais*.

(Scissiparité normale).

Ce genre de scissiparité a été bien décrit par GALLOWAY, chez le *Dero-vaga*. Les anneaux dissépimentaires de l'intestin étant très larges, la situation interseptale de la zone de scissiparité est bien évidente, mais elle n'est pas, comme l'a dit GALLOWAY « à peu près équidistante des dissépiments » (1899) ; elle est, au contraire, très voisine du dissépiment antérieur et très éloignée du dissépiment postérieur ; elle est placée de façon que les muscles antérieurs du bulbe sétigère soient respectés : elle est

donc située en avant de tout l'appareil sétigère ; elle partage le segment en deux parties inégales dont chacune aura d'ailleurs une destinée différente (fig. LI). La partie la plus petite, qui se trouve en avant, se complète par sa face postérieure ; elle acquiert un appareil sétigère nouveau et elle formera le premier des segments régénérés de la souche ; l'autre partie, qui est la plus grande, emporte avec elle les quatre faisceaux sétigères, elle se complète par sa face antérieure ; elle sera chez le zoïde le premier des segments sétigères traversés par l'œsophage.

L'apparition de la zone de scissiparité est marquée par un épaississement annulaire de l'épiderme ; cet anneau s'étrangle en son milieu : c'est

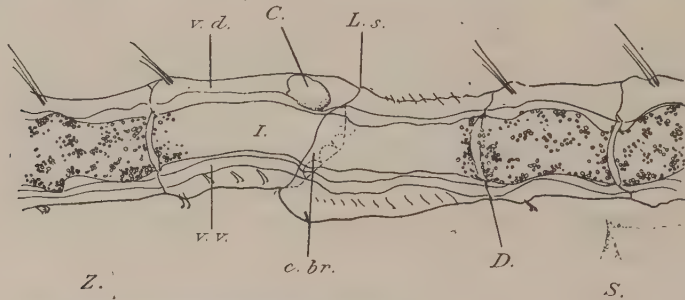


FIG. LII. — Zone de scissiparité des *Dero Perrieri* (XVIII^e S.)

I. : intestin ; *D.* : dissépiement ; *S.* : souche ; *Z.* : zoïde ; *C.* : cerveau régénéré du zoïde *L. s.* : ligne de scissiparité *v. v.* : vaisseau ventral ; *v. d.* : vaisseau dorsal ; *c. br.* : cupule branchiale régénérée de la souche.

l'indication extérieure du plan de scissiparité. L'épaississement est d'abord ventral et il y est toujours plus développé en raison de la formation rapide de la chaîne nerveuse (qui est le premier organe ébauché) des bulbes sétigères ventraux et des néphridies (seconds organes ébauchés).

A cet épaississement de l'épiderme, correspond une multiplication des éléments épithéliaux indifférenciés de l'intestin ; elle est marquée par une disparition à ce niveau des éléments chloragogènes et des capillaires intra-épithéliaux ; il ne subsiste que le vaisseau dorsal ; les éléments péritonéaux ayant perdu leur fonction chloragogène, entrent en multiplication. Tous ces tissus qui méritent désormais le nom de tissus embryonnaires constituent un disque opaque dans lequel ne tardent pas à paraître les premières indications d'une métamérisation.

Le zoïde ne se détache de la souche que lorsqu'il est capable de se nourrir : la scission ne se fera donc que si les diverses parties du tube digestif sont définitivement constituées.

Au moment de sa séparation d'avec la souche, le zoïde des *Dero* et

des *Ophidonais* ne porte encore aucune trace d'une prochaine scissiparité ; il s'accroît d'abord et dès qu'il a acquis une longueur suffisante, une zone de scissiparité apparaît, dans la région moyenne du corps.

Régression des néphridies. — Le segment qui porte la zone de scissiparité ne possède pas de néphridies ; sont-elles absentes déjà avant l'apparition de cette zone ? J'ai souvent observé dans la région habituelle des zones de scissiparité, un segment dépourvu de néphridies, mais je ne puis dire s'il y a eu régression de ces organes, ou si cette absence est normale ; je crois cependant qu'ils n'existent jamais dans ce segment, car s'il y avait régression, la lenteur du processus régressif m'aurait permis d'en observer au moins les vestiges.

DÉTERMINATION DU SEGMENT DE LA SCISSIPARITÉ.

Il semble qu'un nombre déterminant de segments règle l'apparition de la zone de scissiparité ; celle-ci s'établit généralement dans le XXXVIII^e segment chez les *Dero digatata* et dans le XXXV^e segment, chez les *Ophidonais* ; je dis « généralement » parce que ce nombre n'est pas absolument fixe, mais *il reste compris entre deux limites précises* (d'après mes propres observations). GALLOWAY (1899) a constaté, chez les *Dero vaga*, que cette zone se trouve dans l'un des segments XVI à XXI. BOURNE (1891) a observé que le nombre de segments (n) est constant pour chaque espèce. BENHAM (1891) soutient qu'il y a une variabilité individuelle et cela est exact ; mais, je le répète, les limites restent constantes pour chaque espèce. E. PIGUET (1906) qui a eu la patience de compter les segments sur de nombreux échantillons n'a pas signalé la valeur de ces nombres limites : ils montrent cependant que l'animal ne pourrait se réduire à une longueur moindre sans compromettre sa vitalité. Les expériences de régénération artificielle m'ont permis de constater que les *Naïdimorphes* ne peuvent survivre à une amputation de l'extrémité postérieure du corps qui est pratiquée en avant de la limite minima. Nous reviendrons sur ce point essentiel à propos de la biologie de la chaîne zoïdale.

SCISSIPARITÉ NORMALE. — La scissiparité des *Dero* et des *Ophidonais* est une scissiparité normale, car la première division chez tous les genres de la seconde catégorie ne diffère pas de celle-là ; elle se produit aussi dans un segment déterminé (qui est le 11^e pour les *Chaetogaster*, le 8^e chez les *Ælosoma*, etc.) et seulement aussi quand le corps de l'animal a atteint une longueur donnée (45 segments environ chez la *Stylaria lacustris*).

II. — SCISSIPARITÉS HATIVES

La scissiparité hâtive est toujours précédée d'une scissiparité normale ; la zone de scissiparité hâtive apparaît en avant des segments bourgeonnés, avant que ceux-ci aient perdu leur caractère embryonnaire.

Nous allons voir en l'étudiant chez les *Chaetogaster* et les *Nais* d'une part, et chez les *Stylaria* d'autre part, qu'elle reproduit exactement, mais dans un temps plus court, l'histoire de la scissiparité normale.

Elle n'en diffère que par la rapidité de son apparition dans les souches et dans les zoïdes ; c'est pourquoi je lui ai donné le nom de scissiparité hâtive.

a. *Scissiparité naïdienne*

Pour simplifier la description, appelons (n.) le nombre déterminé de

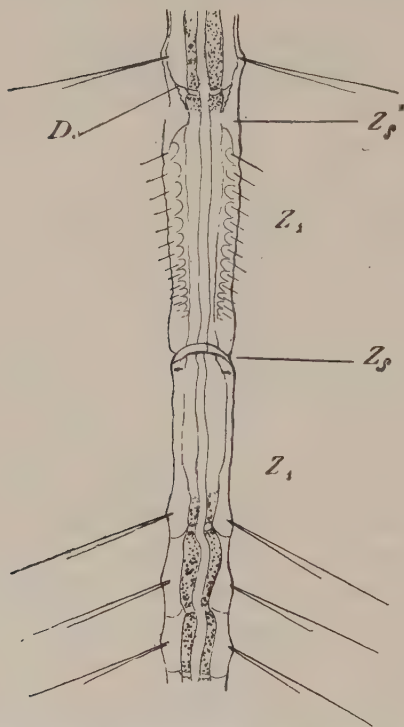


FIG. LIV. — Zones de scissiparité de la *Nais variabilis*.

Zs : zone de scissiparité normale ; Z's : zone de scissiparité hâtive ; D : dissépinement en arrière duquel s'installent toutes les zones de scissiparité ; Z₁ et Z₂ : zoïdes directs issus de la souche.

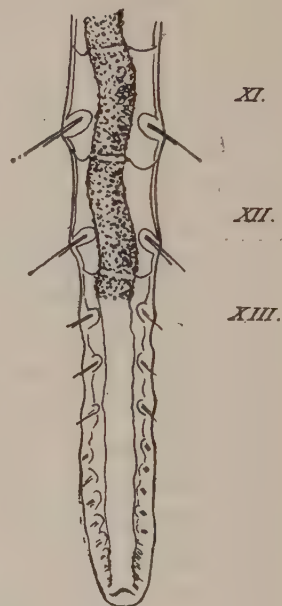


FIG. LIV. — Souche de *Nais communis* récemment séparée de son zoïde.

segments qui précède la zone de scissiparité normale (Zs) ; cette dernière

apparaît, par conséquent, dans le segment ($n + 1$), et un peu en arrière du dissépiment $\frac{n+1}{n}$.

Le segment ($n + 1$) correspond au XI^e segment chez les *Chaetogaster*, au VIII^e segment chez les *Æolosoma*, au XIV^e segment chez la *Nais communis*, au XVI^e segment chez la *Nais obtusa*. Chez les espèces à segments nombreux, comme la *Stylaria lacustris*, la région d'apparition de la zone de scissiparité normale est comprise entre les XXVII^e et XXIX^e segments ; chez la *Pristina longiseta*, cette région se trouve dans

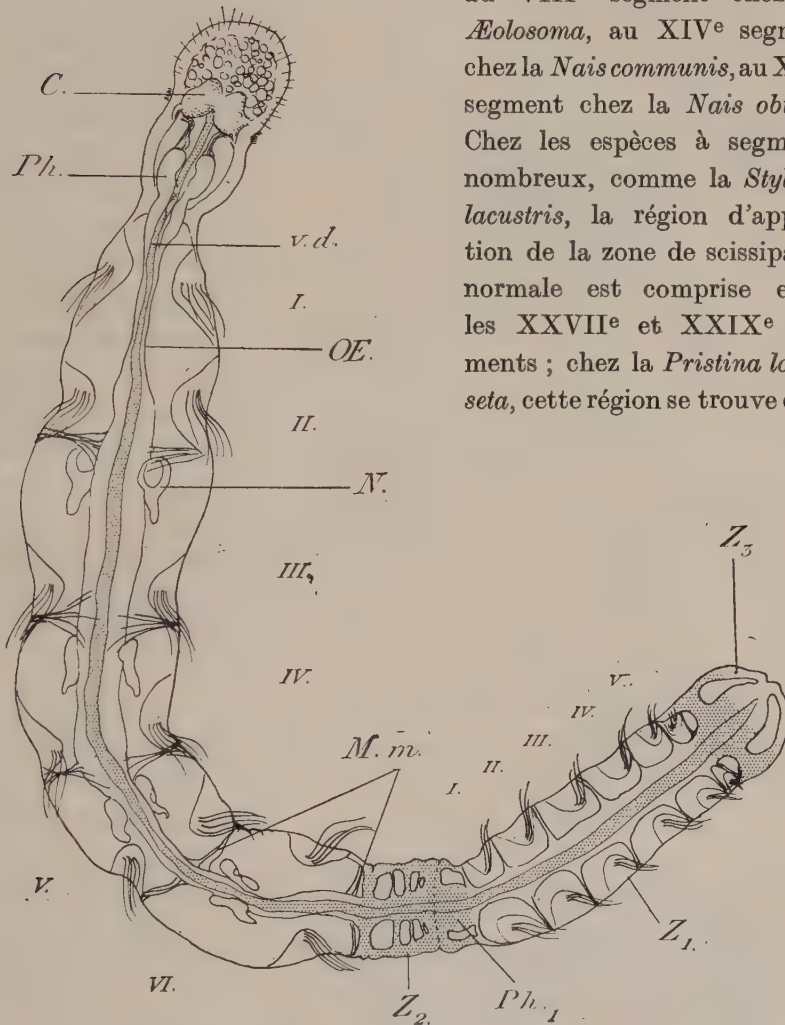


FIG. LV. — *Æolosoma Hemprichi* porteur de trois zoïdes (Z_1 , Z_2 et Z_3 .)

C. : cerveau de la souche Ph. : pharynx ; OE. : œsophage ; v. d. : vaisseau dorsal ; N. : néphridie ; M. m. : muscles métamériques ; Ph. : intestin antérieur de Z_1 ; Z_1 et Z_2 sont des zoïdes directs nés de la souche ; Z_3 est le premier zoïde direct de Z_1 (scissiparité normale).

l'un des segments XVII ou XVIII et entre les XVIII^e et XXI^e segments chez les *Nais variabilis*, etc.

Le bourgeonnement produit une série de segments embryonnaires dans lesquels les soies ventrales mêmes sont à peine finies ; le segment

($n + 1$) est reconstitué ; il apparaît alors exactement au niveau de la première zone de scissiparité une seconde zone Z'_s (fig. LIII).

Le zoïde n° 1 qui est formé de segments adultes empruntés à la souche (fig. LIII) achève la régénération de sa partie antérieure ; une zone de scissiparité normale s'installe alors dans un segment de son corps moyen, comme cela avait eu lieu pour la souche, et au niveau habituel des scissiparités de l'espèce.

Le zoïde n° 2, donné par la souche, va se développer parallèlement au zoïde n° 1 et en avant des segments qui le précèdent, il s'établira de nouveau une zone de scissiparité. Le nombre des scissiparités serait

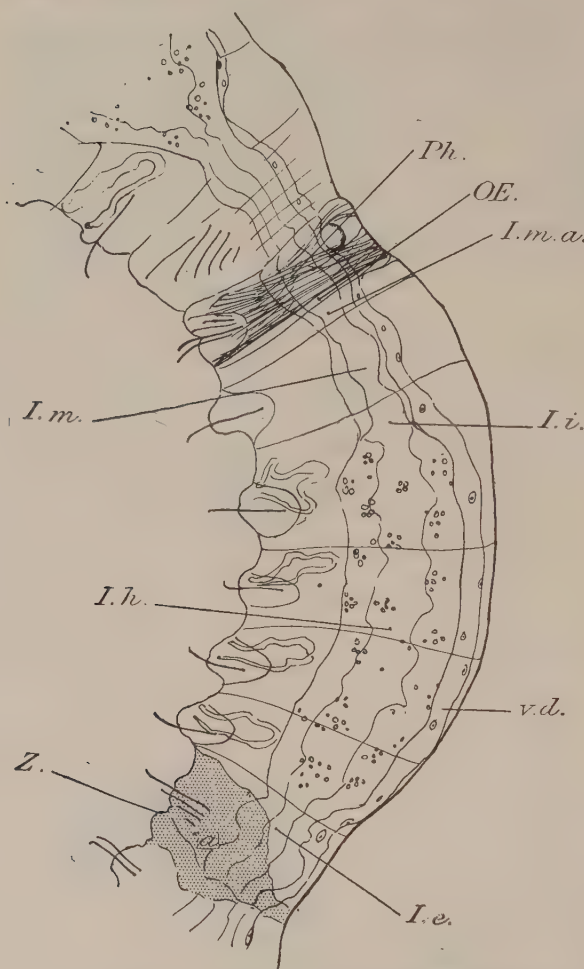


FIG. LVI. — *Chaetogaster diaphanus* ; unité zoïdale à cinq segments sétigères.

Zs : zone de scissiparité normale apparue en arrière du disséplement, dans le XI^e segment du zoïde ; Ph. : pharynx ; OE. : oesophage futur ; I. m. a. : partie antérieure de l'intestin moyen I. m. ; I. i. : intestin intermédiaire ; I. h. : intestin postérieur ou chloragène ; I. e. : intestin embryonnaire ; v. d. : vaisseau dorsal.

donc infini, si la mort de l'animal n'y mettait un terme.

Comparons le zoïde n° 1, né par scissiparité normale avec les zoïdes qui le suivent ; le corps de ces derniers est absolument neuf et leur tube digestif n'a jamais fonctionné ; il est encore le rectum de l'individu souche (fig. LIII). Ces zoïdes ne se développent pas plus rapidement que le premier

zoïde, car le temps nécessaire à la régénération de la partie antérieure est toujours le même ; c'est aussi le temps que mettent les segments moyens du corps à se parfaire. Une partie du zoïde n° 1 a déjà vécu quand les zoïdes nés par scissiparités hâtives vont seulement commencer à vivre.

Nous venons de décrire la scissiparité des *Nais* et des *Æolosoma* ; celle des *Chaetogaster* en diffère par sa complexité, car plusieurs zones successives de scissiparité apparaissent dans chaque zoïde. Si les *Nais* et les *Æolosoma* présentent des chaînes de six zoïdes,

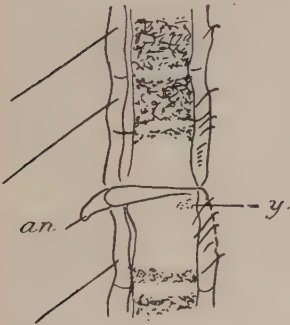


FIG. LVII. — Zone de scissiparité normale apparue dans un segment du corps moyen d'un zoïde de *Stylaria lacustris*.
An. : antenne du zoïde ; y. : premiers pigments de l'œil.

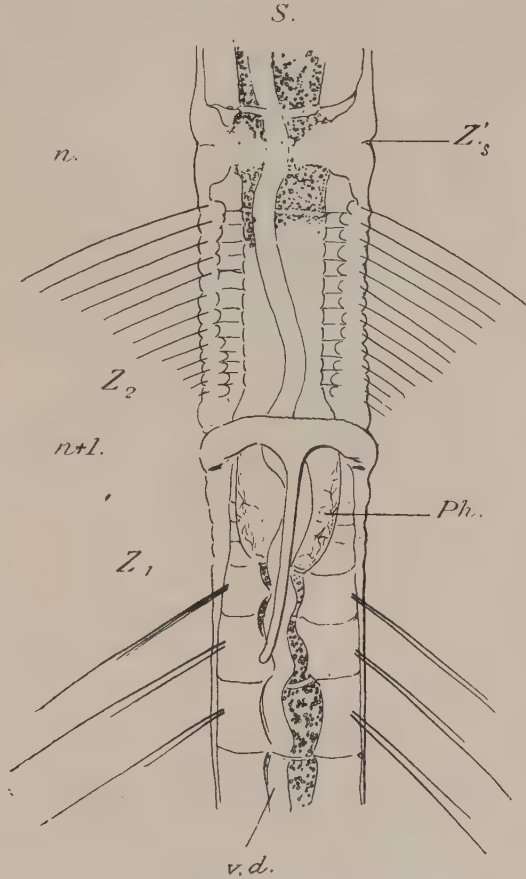


FIG. LVIII. — Zone de scissiparité hâtive (Z_s) apparue en avant de nouveaux segments bourgeonnés. *Stylaria lacustris*.
 Z_1 : zoïde direct presque achevé, montrant un pharynx auquel font suite l'œsophage et le gésier déjà indiqués ; n. : segment dans lequel apparaît une zone de scissiparité hâtive ; $n+1$: segment de la scissiparité normale qui a bourgeonné tous les segments du zoïde n°2 (Z_2) et les segments antérieurs de Z_1 (y compris le 1^{er} segment à soies dorsales).

les *Chaetogaster* forment des chaînes de huit et dix individus. La figure 1, pl. I, montre une chaîne de huit *Chaetogaster diaphanus* ; les chiffres arabes indiquent l'ordre chronologique d'apparition de chacun des huit zoïdes.

Puisque nous connaissons bien l'organisation de l'espèce *Chaetogaster*

diaphanus, il sera intéressant de décrire la mécanique de ses divisions et cela nous permettra de bien mettre en évidence les caractères du bourgeonnement antérieur et du bourgeonnement postérieur. Dans le XI^e segment du corps de tous les *Chaetogaster*, on voit se succéder les zones de scissiparité avec une grande rapidité ; en raison de la vitesse de l'organogénèse, chaque zone de bourgeonnement postérieur (p.) ne peut donner plus de

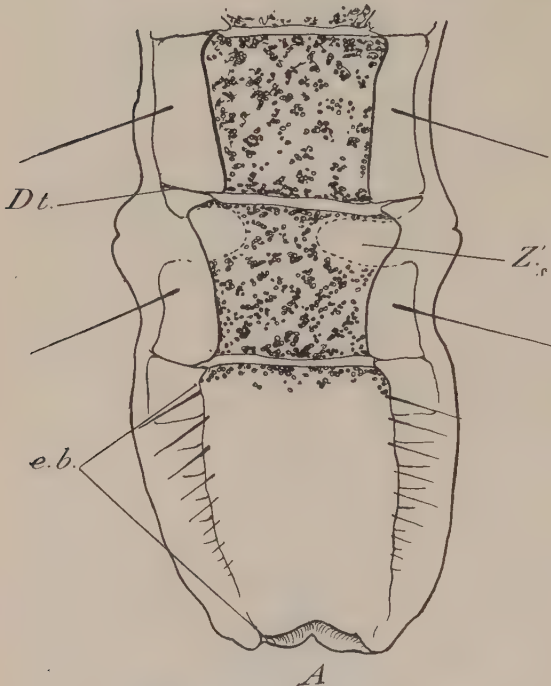


FIG. LIX. — Extrémité postérieure d'une souche de *Stylaria lacustris* très récemment séparée de son zoïde le plus avancé.

Dt. : dissépiment ; e. b. : extrémité bourgeonnante ; Z's : zone de scissiparité hâtive ; A. : nouvel anus.

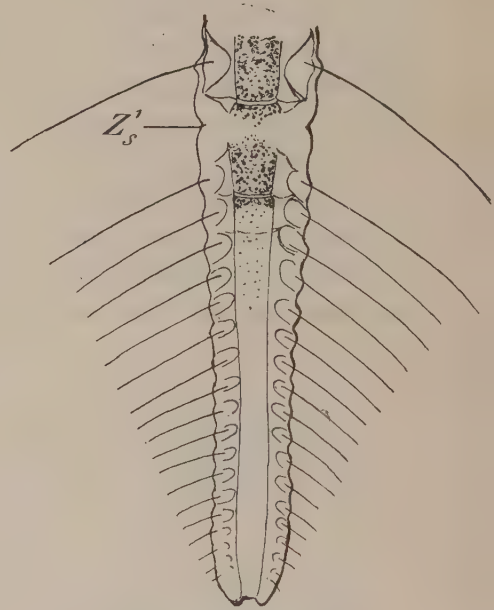


FIG. LX. — Même extrémité un jour après. Z's : zone de scissiparité hâtive.

cinq segments sétigères (fig. LVI). Immédiatement en arrière du dissépiment qui limite le V^e segment sétigère formé, on voit s'établir une zone de scissiparité. Parmi les cinq segments sétigères, les quatre derniers sont seuls pourvus de néphridies ; le premier représente, nous l'avons vu, la partie postérieure du segment ($n + 1$) ou segment de la scissiparité et nous savons, d'autre part, que le segment dans lequel apparaît habituellement la zone de scissiparité ne porte pas de néphridies¹. La zone de

1. Chez le genre *Æolosoma*, le segment III représente la partie postérieure du segment ($n + 1$) ; chez les *Nais*, c'est le segment V. Ils ne portent pas non plus de néphridies.

bourgeonnement antérieure (a.) fournit le lobe céphalique, les trois segments pharyngiens, le segment œsophagien et le segment achète, qui lui fait suite. Les zones de céphalisation (a.) sont généralement en retard sur les zones postérieures (p.) et la chaîne comprend toujours un plus grand nombre d'individus à cinq segments sétigères que de zoïdes complets (fig. 1, pl. I).

b. *Scissiparité stylarienne*.

Au lieu d'apparaître dans le segment de la scissiparité normale, ($n + 1$) comme cela a lieu chez les *Nais* et les *Chaetogaster* la première zone de scissiparité hâtive s'établit dans le segment précédent (n.), en arrière du dissépiment ; ce zoïde emporte donc une partie adulte du segment (n.), qui est la partie postérieure de ce segment, et une partie adulte du segment ($n + 1$), c'est-à-dire la portion comprise entre le dissépiment et la zone de scissiparité normale (fig. LVIII, LIX, LX, LXI).

La seconde zone apparaît dans le segment ($n - 1$), la troisième dans le segment ($n - 2$) ; à chaque scissipa-

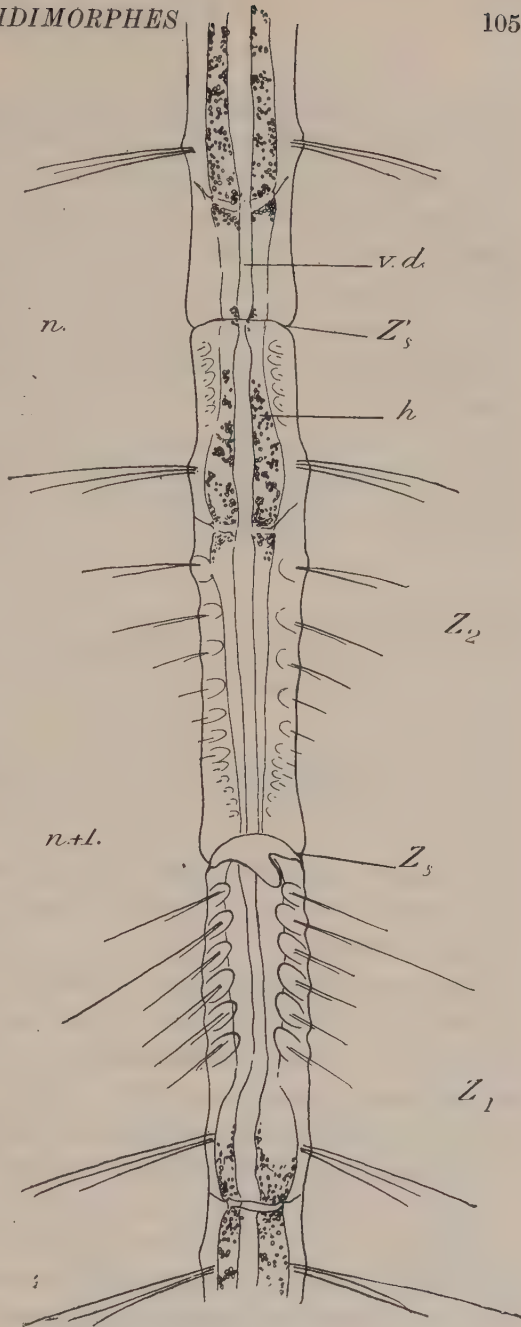


FIG. LXI. — *Pristina longiseta*.

Z_s : zone de scissiparité hâtive en avant d'une zone de scissiparité normale ; Z_2 est formé d'une partie de (n) et d'une partie de ($n + 1$) ; Z_1 emporte la partie postérieure du segment ($n + 1$) avec toutes les soies ; $h.$: revêtement chloragogène de l'intestin ; $v. d.$: vaisseau dorsal.

rité, le corps de la souche se trouve donc diminué. Cela ne peut durer indéfiniment: en effet, quand on mesure le nombre des segments de l'individu souche, dans une chaîne zoïdale de *Stylaria lacustris*, on le trouve toujours supérieur à dix-sept et inférieur à vingt-sept; des individus dont le corps est réduit à dix-sept segments adultes ne présentent jamais de zones de scissiparité; ils se régénèrent; à la suite de ce « rajeunissement », ils présenteront au voisinage du XXVI^e segment une sorte de scissiparité normale. Il est donc possible de calculer le nombre maximum de zoïdes directs (zoïdes issus de la souche) donnés par une *Stylaria*; ce nombre peut s'élever à onze; la production des zoïdes directs de la *Pristina longiseta* est plus limitée: cinq. Il est vrai que la *Pristina* compte moins de segments (treize à dix-sept) et que l'arrêt dans la faculté

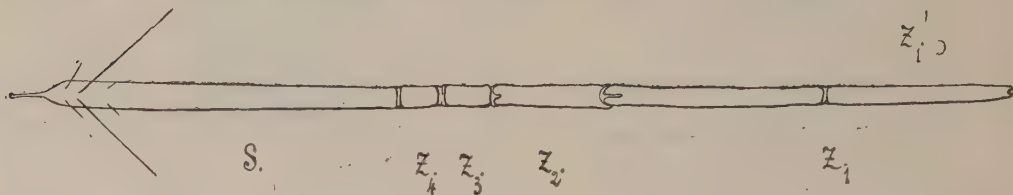


FIG. LXII. — Schéma d'une chaîne zoïdale stylarienne.

Z_1' : zoïde donné par le zoïde direct Z_1 (scissiparité normale); $S.$: individu souche; Z_2 , Z_3 et Z_4 : zoïdes directs nés par scissiparité hâtive.

de bourgeonner survient plus tôt que chez la *Stylaria*; mais la régénération de l'animal, qui marque ce repos, est beaucoup plus rapide que chez la *Stylaria*.

La zone de céphalisation (a.) donne aux zoïdes de la *Stylaria* un lobe céphalique, quatre segments à soies ventrales (qui correspondent au pharynx) et la portion antérieure du cinquième segment, lequel représente la plus grande partie du segment ($n + 1$). La zone de céphalisation des *Pristina* régénère un lobe céphalique, six segments à soies ventrales et dorsales (correspondant au pharynx) et la partie antérieure du septième segment.

Il est intéressant de constater que les deux espèces *Stylaria lacustris* et *Pristina longiseta* sont également pourvues d'une longue antenne très sensible et d'une chambre branchiale intestinale en forme de toupie.

DEGRÉS DE L'ACTIVITÉ BOURGEONNANTE

De l'étude que nous venons de faire, il résulte que la rapidité de la reproduction stoloniale dépend des conditions suivantes :

1° Du nombre spécifique de segments; leur formation étant successive, l'animal paucisegmenté est plus vite « terminé » que l'animal multisegmenté;

2° De la coexistence des deux modes de scissiparité : la scissiparité normale et la scissiparité hâtive ;

3° De la forme que prend le mode de scissiparité hâtive : les scissiparités naïdiennes sont infinies, puisque la mort des animaux y met seule un terme, tandis que les scissiparités stylariennes sont limitées ;

4° Du nombre de zoïdes directs ; dans leurs chaînes les plus complexes, les *Stylaria* en présentent quatre, les *Chaetogaster* trois, les *Nais* et les *Æolosoma* deux ;

5° De la précipitation des scissiparités chez les zoïdes directs ; le zoïde direct d'un *Chaetogaster* présente déjà quatre zones de scissiparité au moment où il va se séparer de la souche, celui d'*Æolosoma* n'en présente que deux ; on trouve une seule zone chez le zoïde direct des *Nais* des *Stylaria* et des *Pristina* et aucune chez les *Dero* et chez les *Ophidonais* ;

6° De la vitesse spécifique du bourgeonnement des tissus ; ce sont les espèces du genre *Nais* qui présentent le processus régénérateur le plus rapide.

Chap. II. — BIOLOGIE DE LA CHAÎNE ZOÏDALE

Une chaîne zoïdale agit avec un merveilleux ensemble : toutes les soies des zoïdes ont les mêmes mouvements que celles de la souche ; la propulsion circulatoire dans le vaisseau dorsal part de l'extrémité postérieure du dernier zoïde de la chaîne et se propage de bas en haut jusqu'à l'extrémité antérieure de la souche ; de même les ondes péristaltiques de l'intestin se succèdent dans toute la chaîne, d'arrière en avant. Dans le zoïde le plus avancé, mais encore solidaire de la chaîne, on ne remarque à aucun moment la moindre indépendance de mouvements. La répétition et la propagation de ces mouvements prouvent la persistance et la prédominance du système nerveux central de la souche et ces phénomènes sont d'ailleurs en rapport avec ce que montrent les coupes, dans l'organogénèse de la chaîne nerveuse : c'est-à-dire l'existence, entre les deux tronçons de la chaîne ancienne, de deux portions nouvelles réunies par un pont d'ancien tissu fibreux ; la musculature neurale, persistant aussi rend ce pont très solide ; il disparaîtra ultérieurement par histolyse de ses fibres musculaires d'abord, puis par histolyse de la substance nerveuse elle-même.

Peu de temps avant sa séparation d'avec la souche, l'individualité du

système nerveux du zoïde commence à se manifester par des contractions musculaires ; mais pendant toute la durée de ces efforts, les mouvements péristaltiques de toute la chaîne restent continus. La vivacité du zoïde devient bientôt si grande que la souche est immobilisée ; si on la chasse, les mouvements antagonistes du zoïde paralysent ses propres mouvements ; aussi la séparation du zoïde constitue-t-elle une véritable délivrance, dès que celle-ci survient, la souche retrouve toute sa vivacité primitive.

Nous avons vu que le tube digestif des zoïdes fonctionnait comme rectum ; la seule portion active de l'intestin étant celle de la souche. L'intestin moyen joue un rôle à la fois digestif et respiratoire, tandis que l'intestin postérieur remplit une fonction exclusivement digestive, comme le prouvent l'abondance et l'activité de son revêtement chloragogène. Le nombre des segments qui précèdent la première zone de scissiparité des *Chaetogaster* est de dix ; ils correspondent à l'intestin, ils sont donc chargés de nourrir toute la chaîne. Aussi, les expériences de régénération artificielle pratiquées en deçà du segment XI des *Chaetogaster* n'ont-elles aucun succès, une partie de l'intestin essentiel ayant été détruite. J'ai répété plus d'une fois ces expériences et jamais un *Chaetogaster* n'a survécu à une telle amputation. Si l'animal est coupé au niveau du dissépiment qui sépare les segments X et XI, les muscles postérieurs des bulbes sétigères du X^e segment sont atteints ; le *Chaetogaster* vit quelques jours sans qu'aucun phénomène de régénération se manifeste, puis il meurt. Il ne s'agit pas de puissance régénératrice au sens strict du mot, ainsi qu'on l'a souvent pensé : l'intestin ne peut être détruit, pas plus que tout l'appareil circulatoire qui se trouve en avant du niveau des scissiparités. C'est pourquoi les *Pristina* et les *Stylaria* ont un nombre limité de bourgeonnements scissipares. Pour bien vérifier ce fait, j'ai sectionné des *Dero*, des *Nais*, des *Chaetogaster*, des *Stylaria* et des *Pristina* en avant de la région habituelle d'apparition des zones de scissiparité. Les résultats ont été concluants : aucun Naïdimorphe ne peut être réduit à un nombre de segments inférieur au nombre minimum, spécifique, des segments qui précèdent la zone de scissiparité.

Toutes les expériences de régénération artificielle tentées sur le Lombric ou sur d'autres Oligochètes ont d'ailleurs fourni la même conclusion : chaque espèce possède une longueur limite au-delà de laquelle aucun phénomène de régénération n'est possible ; et cette limite est dépendante de l'importance physiologique de la partie supprimée.

Chap. III. — CONDITIONS BIOLOGIQUES DU BOURGEONNEMENT

Selon BRETSCHER (1903), la reproduction par bourgeonnement des Naïdides a lieu généralement pendant la saison chaude ; il n'a observé qu'un seul cas de reproduction asexuée pendant les grands froids et chez la *Paranais uncinata*. PIGUET (1906) trouve, au contraire, que le bourgeonnement des *Nais* est surtout actif dans la saison froide : il y a, non seulement un plus grand nombre d'individus bourgeonnants, mais les chaînes zoïdales atteignent alors le nombre maximum de zoïdes ; cette règle s'appliquerait également aux *Stylaria*, tandis que les *Chaetogaster* bourgeonnent avec la même activité en toute saison. J'ai fait sur ce dernier genre la même observation et j'ai remarqué aussi que les chaînes de tous les Naïdimorphes sont plus longues au cours de l'hiver qu'en n'importe quelle autre saison. Voici les explications que PIGUET a proposées : le bourgeonnement se ferait d'une manière plus précipitée pendant la saison chaude et la plupart des chaînes se diviseraient dès qu'elles comptent deux ou trois unités ; ou bien, il est possible que le bourgeonnement estival intense fatigue l'individu et cette fatigue se traduirait par la prédominance des petites chaînes. Ces explications ne sont pas satisfaisantes ; il faut tenir compte aussi de la qualité du milieu. L'amoindrissement ou l'exaltation de l'activité bourgeonnante doivent être liés à la nutrition de l'individu qui bourgeonne et aux qualités nutritives du milieu ; plus le milieu est riche et plus l'activité bourgeonnante est grande.

GALLOWAY (1899) ayant élevé des *Dero vaga* dans des milieux différents, remarqua que les individus bien nourris présentaient un zoïde n° 2 en formation avant que le zoïde n° 1 ne se fût séparé de la chaîne ; or, les *Dero vaga* ne présentent généralement que des chaînes de deux individus : la souche et son zoïde direct. Une nourriture abondante hâte donc la croissance, le bourgeonnement et la multiplication asexuelle.

D'autre part, j'ai observé, que si la température s'élève, le nombre (n.) de segments s'élève aussi. FRANK SMITH (1896) et PIGUET (1906) ont fait la même remarque. A quoi peut répondre cet accroissement du nombre de segments (n), sinon à l'approche des phénomènes d'épigamie ? C'est, en effet, au moment où la température s'élève que les ébauches génitales apparaissent dans la souche et dans les zoïdes ; j'ai provoqué expérimentalement l'apparition de ces ébauches chez des *Stylaria* et des *Dero* en les conservant durant l'hiver dans un milieu très chaud. Chez les *Chaetogaster*

ce nombre (n) reste constant ; mais nous savons que la présence des organes génitaux ne constitue pas une gêne pour le tube digestif, puisque leur corps est large et que les sacs testiculaire et ovarien sont peu développés.

Le froid de l'hiver n'a aucune influence sur les Naïdimorphes, qui sont aquatiques ; ils descendent à un niveau situé à un demi-mètre environ au-dessous de celui qu'ils abandonnent et un peu plus profondément encore si l'hiver est rude. L'hiver ne peut donc apporter de modifications au bourgeonnement que s'il fait varier les conditions nutritives du milieu : les *Chaetogaster* qui sont carnivores bourgeonnent toujours avec la même intensité, car en aucune saison, les petites proies ne font défaut ; les autres Naïdimorphes dont la nourriture végétale se compose de petites algues et surtout de débris végétaux, trouvent ceux-ci en bien plus grande abondance pendant l'hiver ; le milieu est donc plus favorable, aussi bourgeonnent-ils plus activement que dans les saisons où la flore est particulièrement luxuriante et fournit peu de débris végétaux. C'est pourquoi les *Dero* qui sont si paresseux et qui ne quittent jamais leurs tubes pullulent pendant l'hiver, ils trouvent à leur portée et en abondance les matières végétales qui constituent leur nourriture.

Chap. IV. — ORGANOGÉNIE

L'épaississement annulaire de l'épiderme, qui annonce la scissiparité, montre déjà le rôle prépondérant que ce tissu va jouer dans tout le bourgeonnement.

Pendant que se poursuit l'achèvement du zoïde, la circulation sanguine ne peut cesser, non plus que la fonction nerveuse ; le tube digestif se continue à travers tous les zoïdes, la musculature enfin ne peut disparaître ; le seul tissu libre et capable de s'accroître par multiplication cellulaire, sans nuire à la vitalité de l'animal est l'épiderme.

Par cela même, on se rend compte que cette régénération d'origine épidermique ne peut ressembler à un développement embryonnaire et qu'elle n'en peut rappeler certains caractères que d'une manière fort grossière ; on se trouve en présence d'une organogénèse bien spéciale, dans laquelle toutes les ébauches doivent respecter la discipline préexistante. Aussi les termes employés dans l'embryogénie : ectoderme, endoderme et mésoderme et que certains auteurs ont voulu conserver dans l'organogénie du bourgeonnement, sont-ils absolument impropres.

MARCHE DU PROCESSUS. — Toutes les cellules profondes de l'épaississe-

ment épidermique émigrent vers l'intérieur du corps pour venir constituer les principaux organes. Au niveau de l'anneau épaissi, la basale n'existe plus que dorsalement ; aussi voit-on sur les coupes, les couches épidermiques détachées du revêtement musculaire.

Quand on examine des coupes transversales de cette région histogénétique, on voit l'épiderme se continuer avec des files de cellules émigrant dans le coelome ; ces points de continuité sont au nombre de six : deux files ventrales peu distinctes de deux autres files latéro-ventrales, et deux latérales ; les auteurs allemands leur ont donné le nom de « muskellücke », brèches musculaires. Il ne s'agit pas de destruction musculaire comme cette dénomination le fait croire ; aucun des muscles pariétaux n'est détruit, les cellules migratrices de l'épiderme se glissent simplement entre eux.

Les files cellulaires ventrales sont le point de départ des deux cordons nerveux ; les deux lignes latéro-ventrales donneront les ébauches des bulbes sétigères ventraux et les deux latérales donneront celles des bulbes sétigères dorsaux. Chez les *Chaetogaster*, on n'observe que quatre files de cellules migratrices, puisqu'il n'y a pas de soies dorsales.

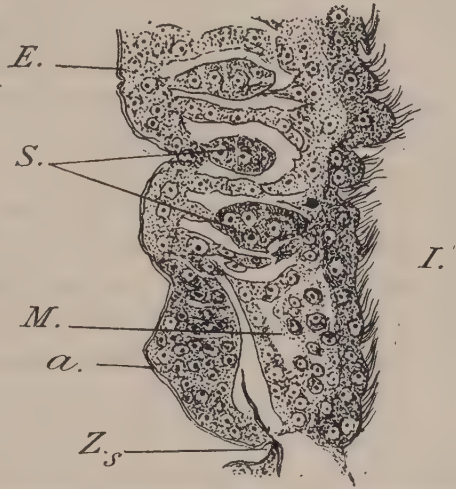


FIG. LXIII. — Coupe frontale à travers une zone de scissiparité de la *Stylaria lacustris*.

I. : intestin ; Zs. : plan de scissiparité ; E. : épiderme ; M. : cellules péritonéales multipliées ; S. : bulbe sétigère ; a. : niveau génétique antérieur.

Quand le premier métamère est ébauché, la multiplication cellulaire se poursuit en arrière de celui-là ; elle aboutira à la formation d'un second métamère, et ainsi de suite ; il en résulte une suite de segments à tous les états de développement, dans lesquels il est aisé de suivre toute l'organogénèse.

Remarquons, dès à présent, que les massifs sétigères demeurent toujours en communication avec l'épiderme et que les néphridies ébauchées gardent aussi, avec lui, deux points de contact qui sont le futur néphridiopore et le cordon cellulaire (fig. LXX et LXXI). Les ébauches nerveuses sont de bonne heure isolées au milieu de la cavité générale (pl. II, fig. 10).

Avant de passer à l'étude de l'organogénèse, il sera bon de donner un

aperçu de la formation métamérique du cœlome : au niveau de la multiplication cellulaire épidermique, qui produit les six amas migrants, on distingue une prolifération active des cellules péritonéales ; les amas épidermiques migrants en pénétrant dans la cavité générale du corps les repoussent devant eux et s'en trouvent peu à peu enveloppés. C'est aux dépens de ce tissu refoulé que se formeront les dissépiments : de bonne heure, en effet, les organes métamériques, néphridies, bulbes sétigères, ganglions de la chaîne nerveuse, se trouvent séparés les uns des autres par des disques de cellules péritonéales à l'état encore embryonnaire ; c'est dans ces amas cellulaires que prennent naissance les fibres musculaires des dissépiments et le plan unicellulaire qui les supporte.

GALLOWAY (1899) attribue aux dissépiments de *Dero vaga* la même origine et fait remarquer qu'en dehors des ébauches elles-mêmes, les cellules péritonéales multipliées demeurent aussi accrochées à la paroi du corps. Je l'ai constaté moi-même chez les *Chaetogaster*, chez les *Nais*, chez les *Æolosoma* et chez les *Stylaria* (fig. 10, pl. II), et (fig. LXIII).

On remarquera que les cellules péritonéales des dissépiments achevés ne prennent plus part à cette multiplication ; seules, les cellules péritonéales de l'intestin et de la paroi du corps sont en activité. Nous sommes loin déjà de l'ancienne conception des deux bandes mésodermiques, remise en honneur par DALLA FIOR, en 1909.

Une illustration de cette formation, en quelque sorte mécanique, des dissépiments, est donnée fig. 10, pl II et dans la fig. LXIII du texte. Dans la fig. 10, pl . II, la répartition du tissu péritonéal embryonnaire entre les masses ectodermiques ventrales est déjà bien visible, mais aucune trace de métamérisation ne se lit dans le groupe des cellules péritonéales dorsales ; elles suivront plus tard le mode d'arrangement que les cellules ventrales ont déjà pris. La différenciation musculaire des cellules du dissépiment commence aussi plus tôt dans la région ventrale ; on peut dire que le travail de mise en place et de différenciation va du ventre vers le dos.

La figure LXIII représente une coupe frontale pratiquée dans une région de scissiparité de la *Stylaria lacustris* ; cette coupe passe à travers la série des bulbes sétigères ventraux (du côté gauche). Elle résume clairement tous les faits précédemment énoncés : le mésoderme n'existe pas ; les cellules péritonéales multipliées tendent à combler le cœlome entre les ébauches et l'intestin, contre lequel elles ne sont plus rangées en peritoneum parfait. On reconnaît très bien parmi toutes ces cellules, les élé-

ments péritonéaux pariétaux qui ont été décollés de la paroi du corps par l'action violente des fixateurs et les éléments péritonéaux de l'intestin qui se sont multipliés en plus grand nombre que les premiers. Immédiatement au-dessus du niveau génétique (a.), les cellules épidermiques émigrées sont rangées en lignes à peu près transversales : ce sont les sections des masses sétigères aplaties. Si la coupe était parfaitement verticale, on verrait ces séries cellulaires transversales pénétrer dans les amas péritonéaux et s'en recouvrir ; on voit en S les bulbes sétigères contenus dans de petites chambres péritonéales ; les cloisons mitoyennes sont les futurs dissépiments. Au niveau génétique (a.), l'épiderme est formé de cinq à six couches cellulaires ; une région indifférente succède à ce niveau (a.) et s'étend jusqu'au plan de scissiparité Zs : elle correspond au futur lobe anal de la souche ; on y voit persister intacte l'ancienne musculature pariétale.

Je tiens à faire remarquer que l'invasion de cellules épidermiques ne se produit qu'au niveau génétique. A mesure que celui-ci a fourni une quantité de cellules suffisant à l'édification d'un segment tout entier, le segment s'accroîtra et évoluera en avant du niveau car il a emporté une portion d'épiderme « embryonnaire » ; j'emploie ce terme pour caractériser un tissu à cellules jeunes et capables de se multiplier intensément.

Historique

Avant d'aborder l'organogénèse proprement dite, voyons quelles notions furent apportées sur ce sujet par les auteurs qui étudièrent les phénomènes du bourgeonnement et de la régénération. Un des traits qui caractérisent la plupart des ouvrages est l'étroite préoccupation de ramener les faits observés à ceux de l'embryogénie des Annélides. A part GALLOWAY, les auteurs admettent l'existence de deux bandes mésodermiques dans lesquelles la métamérisation se dessinera progressivement.

Un grand nombre de recherches sur les Oligochètes et sur les Polychètes ont cependant établi que le mésoderme est incapable de se régénérer ; KOWALESKY (1871), HATSCHKE (1885) et GÖTTE, attribuent l'origine du mésoderme à l'accroissement de « cellules primitives ». KLEINENBERG (1886) à la suite d'une étude sur la larve du *Lopadorhynchus* nie l'existence du mésoderme comme un tissu propre et lui donne comme origine la multiplication des cellules de l'ectoderme. SEMPER (1876), qui s'est servi de coupes transversales épaisses de 20 μ , observe que cette paire de bandes mésodermiques vient de la « peau ». DALLA FIOR (1909)

émet d'abord la même opinion ; mais il déclare ensuite que le mésoderme est représenté par un groupe de cellules éloigné de l'ectoderme et qui repose contre l'intestin, et le feuillet garde son autonomie aussi bien dans la région de la scissiparité que dans l'extrémité bourgeonnante libre. Il est pour cela d'accord avec HATSCHKE et en désaccord avec KLEINENBERG et LVOFF. Les résultats de RANDOLPH (1892), d'IVANOW (1903) et de JANDA (1902) sont analogues à ceux de D. FIOR. Ces auteurs distinguent des cellules initiales du mésoderme ou « néoblastes » (RANDOLPH) : ce sont de grands éléments qui forment aussi bien chez le *Lumbriculus* que chez les *Rhynchelmis*, de petits amas au voisinage de la chaîne nerveuse. SEMPER appelait ces gros éléments des « cellules chordales ». Au cours de la régénération, les néoblastes ou cellules chordales se divisent par mitoses avec une remarquable rapidité et forment la plus grande partie du mésoderme. Pour HEPKE (1896) et ABEL (1903), le mésoderme est d'origine ectodermique. WAGNER (1905), dans la régénération du *Lumbriculus*, borne l'activité des néoblastes à la seule production de quelques dérivés, mésodermiques, tandis que la musculature et les dérivés de l'épithélium coelomique sont d'origine ectodermique.

Pour GALLOWAY (1899), les éléments mésodermiques restent solidaires de la paroi du corps, il n'y a pas de mésoderme autonome. Avant la disposition du mésoderme en segments primitifs, DALLA FIOR dit que les cellules chordales embryonnaires de SEMPER ou les néoblastes de RANDOLPH sont apparus entre les deux rangées mésodermiques et y ont ébauché une chorde qui s'étend jusqu'aux premiers segments formés ; c'était l'opinion de SEMPER, mais cet auteur voyait dans les Annélides les ancêtres des Vertébrés ; il les orientait pour cela, le ventre en haut et le dos en bas, et décrivait la division d'une lame mésodermique axiale en deux autres lames qui sont séparées par la chorde (chorde comprise entre la formation neurale et l'intestin) ; les feuillets musculaires naissent simultanément, suivant deux bandes parallèles à l'axe du corps et situées du côté neural et cardial (le vaisseau « cardial » est situé en avant de l'intestin, puisque SEMPER admet que « dans la vie végétative, l'Annélide se trouve au-dessus de son axe ») et il est persuadé que le bourgeonnement des Annélides reproduit leur ontogénie.

Histogenèse des téguments

Le tissu épidermique de chaque métamère se forme et s'étend à mesure que s'accroissent les ébauches internes : entre les vieilles cellules

épidermiques s'insinuent de nouveaux éléments, bien reconnaissables à leur corps réduit, à leur noyau arrondi, gonflé et très colorable. Au niveau des métamères les moins développés, l'épiderme est encore épaissi par la présence de nouvelles cellules en multiplication placées au-dessous des vieilles cellules ; à mesure que s'allongent les métamères, l'épaississement de l'épiderme décroît .

Certaines cellules profondes de l'épiderme se différencieront en éléments tactiles ou glandulaires, mais elles demeurent longtemps à l'état indifférent, à « l'état embryonnaire ». Un grand nombre des cellules épidermiques les plus profondes s'allongent dans le sens transversal et se différencient immédiatement dans le sens musculaire pour donner des fibres circulaires (pl. II, fig. 1).

Sur la surface interne du corps, la majorité des cellules péritonéales embryonnaires s'allongent et se transforment en myoblastes : ceux-ci se collent verticalement contre la couche circulaire et se substituent peu à peu aux anciennes fibres longitudinales, dont l'allongement n'a pu suivre celui du corps ¹. Au bout de quelque temps, la membrane basale de la couche de fibres circulaires est tapissée de ces myoblastes neufs, tandis que les anciennes fibres longitudinales ne persistent que dans la région anale et au niveau génétique (a.) ; le sarcoplasme de ces muscles neufs étant encore fort peu développé, les coupes transversales et longitudinales des métamères les plus avancés montrent des muscles pariétaux plus minces et moins colorables que ceux de la région anale ou du niveau histogénétique (a.).

Le sarcoplasme se différencie dans les cellules musculaires sous forme de petites colonnettes ; nous allons voir dans les lignes qui suivent le détail de cette transformation d'un myoblaste en muscle.

Histogenèse des piliers musculaires pariéto-pharyngiens du *Chaetogaster diaphanus*

Cette étude n'a été entreprise par aucun auteur. VON BOCK (1898) a bien signalé que ces muscles provenaient du revêtement mésodermique du coelome, et notamment du revêtement pharyngien, et que les cellules s'allongeant en fibres recouvrent la paroi comme une chevelure ; il a noté que la forme définitive de la fibre est celle d'un fuseau et que ces fibres contiennent un ou deux noyaux. Selon GALLOWAY (1899), les fibres ra-

¹ SEMPER (1876) et KENNEL (1883) pensaient que la musculature ventrale des *Nais* et la musculature pariétale du *Ctenodrilus pardalis* s'allongeaient par extension des fibres.

diales pharyngiennes de *Dero vaga*, qui sont les homologues des piliers pariéto-pharyngiens des *Chaetogaster*, sont des fibres longitudinales distraites de leur trajet et venues s'attacher sur la paroi du pharynx.

J'ai observé que toutes les brides pariéto-pharyngiennes du *Chaetogaster diaphanus* étaient données par les cellules péritonéales qui recouvrent l'intestin antérieur ; ces cellules n'offrent, au début, rien de particulier ; elles ont, comme toutes les autres, une forme arrondie et un noyau énorme et sont accolées par un côté à la basale de la musculature intestinale. On voit bientôt certaines cellules s'accroître considérablement et s'allonger dans le sens transversal ; ces éléments géants présentent alors un protoplasme homogène et un noyau ovoïde à nucléole énorme comme dans tous les éléments musculaires jeunes et dans tous les futurs myoblastes ; la structure du nucléole doit être assez complexe, car certaines parties sont moins colorées que les autres. J'ai figuré ce stade en b., fig. 7, pl. II ; le jeune myoblaste ne possède encore qu'un noyau, mais dès que la cellule s'accroît, le noyau se divise et lorsque le myoblaste agrandi atteindra la paroi du corps, il possédera deux noyaux. Cependant nombre de myoblastes demeurent mononucléés ou bien la multiplication se poursuit et il se produit trois, quatre noyaux. Quoi qu'il en soit, dès que le futur élément musculaire atteint la paroi, son accroissement est terminé. Son extrémité distale s'écrase contre la basale musculaire de la paroi du corps et s'y soude ; elle se soude aussi au pied des myoblastes voisins ; les cellules péritonéales qui couvraient la paroi du corps s'étendent sur les muscles longitudinaux ou se logent entre les pieds des myoblastes. C'est alors qu'apparaît la différenciation sarcoplasmique ; elle commence dans la portion distale de chaque élément et gagne peu à peu la partie proximale ; elle n'est tout d'abord qu'une transformation granuleuse du cytoplasme, puis les microsomes formés se rangent les uns au-dessus des autres, de façon à figurer des colonnettes semblables à celles des muscles longitudinaux de la paroi du corps.

On voit en c., fig. 7, pl. II, la partie distale du myoblaste déjà différenciée tandis que la partie proximale est encore à la phase granuleuse ; le noyau encore gonflé avec son énorme nucléole occupe la région moyenne du myoblaste, une petite atmosphère de cytoplasme clair les encercle.

La couche sarcoplasmique enveloppe complètement le corps cellulaire et constitue presque à elle seule les pieds de l'élément musculaire. Dans sa partie moyenne, celui-ci présente une section à peu près circulaire ; la section devient de plus en plus aplatie vers les pieds.

Histogenèse de l'appareil sétigère

Il a été généralement reconnu que les bulbes sétigères sont d'origine ectodermique. VEJDovsky qui a étudié leur formation chez l'embryon des Oligochètes (*Rhynchelmis*, *Lumbriculus varieg.*, *Criodrilus*) observe que les soies sont des productions glandulaires de l'épiderme et qu'il existe à la base de chaque soie une grande cellule ; BÜLOW note aussi la présence d'une cellule à la base de chacune d'elles, mais il ne croit pas comme VEJDovsky que la soie ait une structure fibreuse, il la croit lamelleuse. G. PRUVOT (1913) a reconnu aux soies des *Nereis* une structure lamelleuse. VON BOCK a vu plusieurs cellules, mais n'a rien découvert

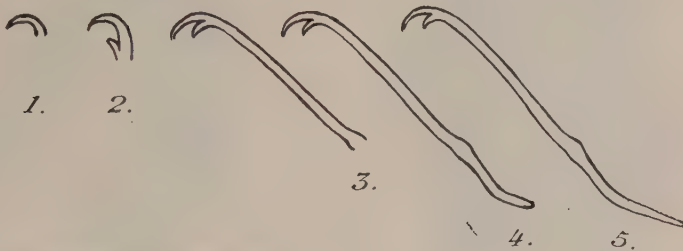


FIG. LXIV. — Développement d'une soie ventrale.

qui indiquât le mode de formation de la soie, même en opérant à l'immersion et à un grossissement de 1000 d.

Selon les uns, les muscles sétigères dérivent du mésoderme (VEJDovsky et DALLA FIOR), selon d'autres auteurs, ils dériveraient apparemment de la musculature longitudinale du corps (GALLOWAY : « cela est prouvé clairement par le mouvement des soies, dans des plans parallèles à l'axe du corps ; il y a aussi des muscles sétigères dans des plans transversaux, mais je ne suis pas certain de leur origine »).

J'ai indiqué plus haut la manière dont s'accroissent les éléments épidermiques émigrés, destinés à former les bulbes sétigères. La fig. 6 de la pl. II représente quelques cellules profondes de l'épiderme encore en relation avec le bulbe sétigère dorsal. La coupe traverse un segment bourgeonné déjà avancé de la *Stylaria lacustris*. Ces cellules continues furent considérées par SEMPER comme les « lignes nerveuses latérales ; » par analogie avec celle des Poissons. VEJDovsky crut aussi à leur existence, puisqu'il avoue ne pas les avoir relevées dans les segments adultes. Pour nous qui avons suivi attentivement l'évolution des ébauches sur des coupes sériées, de 1 à 2 μ , il n'est question que des formations

sétigères dorsales ; dans les figures LXV (1 et 2), le bulbe sétigère est coupé dans le sens de sa longueur ; la coupe figurée en 1 est un peu plus épaisse ($5\ \mu$) et montre deux soies en formation ; en 2. coupe plus fine ($2\ \mu$) et grossissement plus fort (1800 d.). Toutes ces figures nous permettent de reconstituer l'histoire d'une soie.

L'extrémité distale de la soie se forme la première, si bien que la soie est poussée hors du sac sétigère par son propre accroissement ; la substance

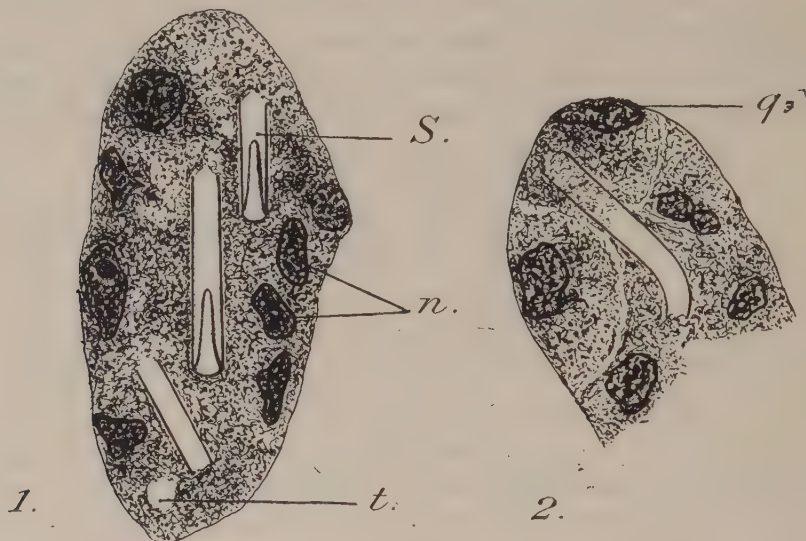


FIG. LXV. — Bulbe sétigère en formation chez le *Chaetogaster diaphanus*.

1. Coupe épaisse de $5\ \mu$. grossissement : 1800 d. S. : soie ; n. : noyaux des cellules du futur fourreau sétigère ; t. : trou laissé par une soie ; 2. : Epaisseur : $2\ \mu$; grossissement : 1800 d. q. : cellule mère d'une soie.

sétigère est sécrétée par une seule cellule, dans laquelle on voit encore plonger la partie de la soie nouvellement formée (fig. LXV). Le noyau de la cellule se trouve rejeté à la périphérie. Comme je l'ai signalé dans le chapitre I, l'axe de la soie s'édifie tout d'abord, sous forme d'une petite gouttelette liquide qui durcit rapidement ; un second apport vient l'accroître, le cytoplasme qui circonscrit le petit centre axial durci fait que la seconde goutte additive se répand autour de l'axe ; cet anneau est à peine durci qu'une nouvelle goutte sécrétée se dépose au-dessus de la première (axe) et ainsi de suite. La soie a une forme régulière et presque parfaite et cela est dû sans doute à ce que la structure du protoplasme étant dense et granuleuse, le produit sécrété ne peut occuper qu'une place très réduite ; le volume des gouttelettes est constant aussi

et la soie qui grandit fait peu à peu saillie à l'extérieur. Tout au début, lors de la formation des fourchons, on relève très bien la présence des deux centres sécrétoires qui les forment, et qui finissent par se confondre.

Les cellules-mères des soies sont gonflées et se compriment mutuellement ; la membrane cellulaire n'est pas toujours visible, si bien qu'on a quelquefois l'illusion d'une petite masse syncytiale, mais les cellules restent bien distinctes et leur protoplasme n'est jamais confondu. Ces cellules se trouvent à la base du bulbe ; les éléments cellulaires de la région distale du bulbe qui donneront les gaines sétigères ont leurs noyaux localisés à la périphérie du bulbe (fig. LXV)¹.

Il n'y a au voisinage immédiat des niveaux génétiques aucune différenciation cellulaire qui permette d'entrevoir la destinée prochaine des cellules sétigères ; c'est en suivant leur évolution que l'on voit les cellules les plus internes sécréter les soies, tandis que les cellules moyennes constituent le fourreau et que les plus externes donneront naissance aux muscles sétigères. Jamais, dans la genèse de l'appareil sétigère, je n'ai vu de cellules péritonéales embryonnaires venir se placer autour du bulbe et se mettre en relation avec les soies par le moyen de fibrilles musculaires. Dans les premiers stades, d'ailleurs, le bulbe n'a pas de revêtement péritonéal et il ne l'acquiert que fort tard.

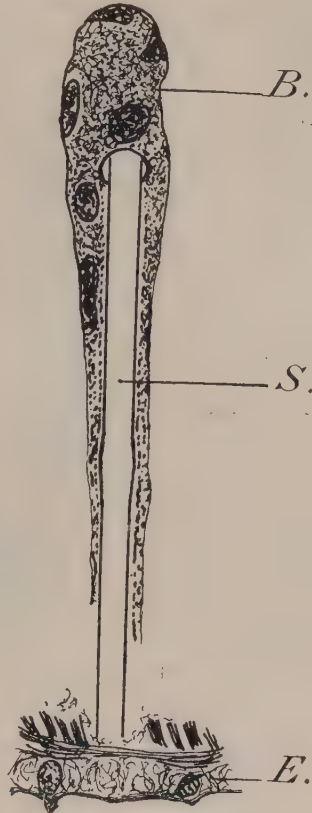


FIG. LXVI. — Coupe sagittale dans un bulbe sétigère ventral du *Chaetogaster diaphanus*.

Histogenèse du dissépinement

Les éléments cellulaires qui forment les septa embryonnaires n'édifient pas tout d'abord des plans continus, les cellules étoilées ne sont

1. G. PRUVOT (1913) décrivant la structure et la formation des soies de *Nereis* désigne sous le nom de *chéto-blaste* un grand élément, à noyau resté volumineux et pourvu d'un gros nucléole, qui produit à lui seul toute la substance de l'acicule et qui occupe le fond de la capsule sétigère.

réunies les unes aux autres que par leurs prolongements; on trouve entre ces cellules péritonéales d'autres éléments ronds et isolés, à caractère embryonnaire, qui se multipliant activement, donneront au plan dissé-pimentaire plus de continuité; les cellules étoilées qui les recouvrent s'allongent et se différencient en fibres radiales et transversales; les

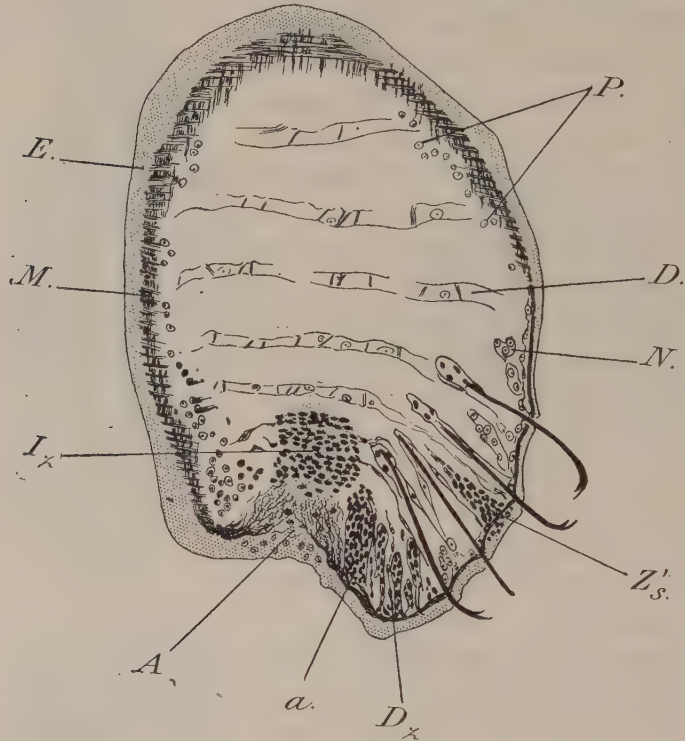


FIG. LXVII. — Coupe sagittale latérale d'un zoïde de *Chaetogaster diaphanus*, présentant déjà une zone de schizoparité ($Z's$) apparue en arrière du V^e segment sétigère. On aperçoit le niveau génétique antérieur (a). $P.$: cellules péritonéales; $D.$: dissé-piment; $N.$: néphridie; $Dx.$: dissé-piment en formation; $A.$: anus; $Iz.$: niveau génétique intestinal; $M.$: musculature pariétale; $E.$: épiderme.

noyaux et leur petite atmosphère cytoplasmique font saillie au-dessus de chaque fibre et dans sa région moyenne. Les limites cellulaires, puis nucléaires, des autres éléments disparaissent peu à peu, tandis que le protoplasme prend un aspect fibrillaire comparable à celui que présente l'épiderme.

A un stade plus avancé, les colorants ne révèlent plus aucun grain chromatique, mais des nucléoles très colorables isolés au centre d'une petite sphère d'aspect hyalin et non colorable; les fibres musculaires

courent sur la face antérieure de ce plan cellulaire, tandis que des cellules libres qui résultent aussi de la multiplication intense des éléments arrondis se placent sur la face postérieure ; elles sont toujours très nombreuses

sur la face postérieure de tous les dissépiments et s'accumulent surtout dans les angles que font ceux-ci avec la paroi du corps ; elles sont d'abord rondes, puis elles s'aplatissent et émettent des pseudopodes : ce sont les cellules étoilées du péritoneum dissépimentaire.

Organogenèse de l'appareil excréteur

Pour KOWALEWSKY, 1871 et VEJ-

DOVSKY, 1884, les néphridies se forment aux dépens du revêtement péritonéal du dissépiment et ne sont pas comme le pensait BUČINSKY (1881) des bourgeons du dissépiment ; une grosse cellule péritonéale de la face antérieure du dissépiment fournit le né-

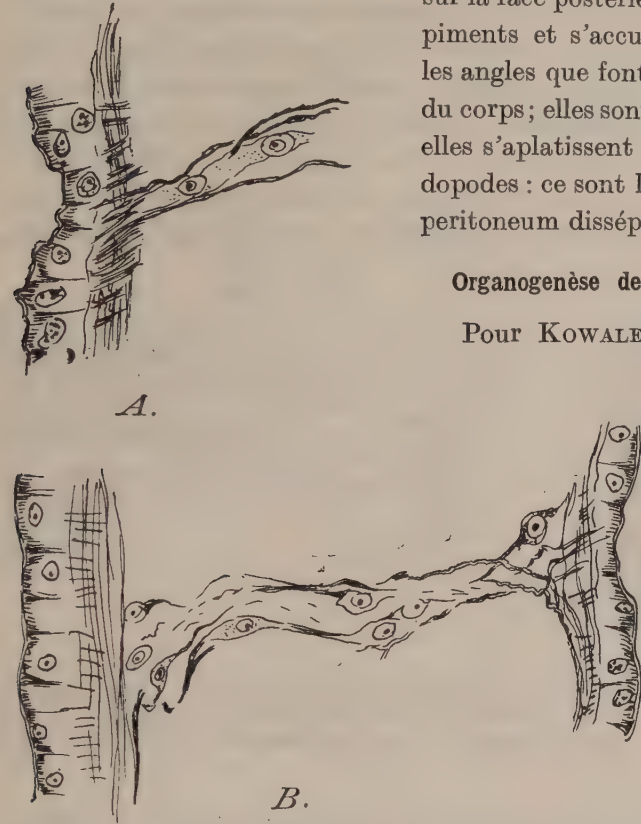


FIG. LXVIII. — Coupes sagittales montrant la formation d'un dissépiment. La figure A montre la structure de la toile dissépimentaire. La figure B montre la transformation des cellules de la face antérieure du dissépiment en fibres radiales. (Grossissements : environ 100 d. et 200 d.)

phrostome. Avec VON BOCK (1898), le mésoderme retrouve un rôle blastogénétique : les néphridies comme les dissépiments sont des produits du mésoderme de la paroi du corps et de l'intestin. DALLA FIOR (1909) n'a pu relever sur les coupes, ni l'origine, ni le développement des néphridies ; il remarque, comme VEJDOVSKY, que lorsque ces organes sont déjà bien reconnaissables, ils se rattachent au dissépiment qui les précède par une grande cellule. Je montrerai plus loin que ce rapport s'établit secondairement.

Dans toutes les coupes transversales et longitudinales, le massif

cellulaire néphridien, encore réduit à quatre cellules, adhère à la paroi du corps et paraît continu avec l'épiderme ; il se trouve au-dessus du massif sétigère ventral et semble se confondre avec lui, mais avec une longue habitude de lire et d'étudier les coupes, on distingue facilement le bourgeon épidermique qui donnera la néphridie. A mesure que s'accroît le métamère, il s'isole de plus en plus de la formation sétigère et s'allonge en cordon ; ce cordon présente deux points de contact avec la paroi du corps : l'un se trouve sur le bord antérieur du bourrelet sétigère, l'autre se trouve au-dessus du premier et ne comprend qu'une seule cellule. Au niveau du premier point de contact, on voit l'épiderme se déprimer,

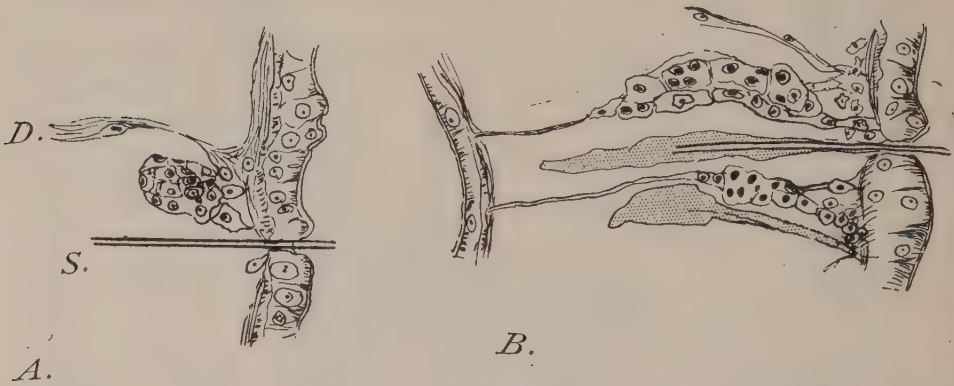


FIG. LXIX. — *A.* : étape 1 del a néphridie ; bourgeon massif épidermique compris entre le dissépiment (*D.*) et le bulbe sétigère (*S.*) ; *B.* : étape suivante au cours de laquelle les cellules se placent bout à bout ; les deux néphridies montrent les deux points de contact que chacune d'elles conserve avec l'épiderme ventral.

puis se creuser, les cellules musculaires circulaires sont écartées ; des deux grosses cellules terminales, la plus voisine de l'épiderme se creuse dès que la dépression épidermique l'atteint : c'est le néphridiopore ; l'autre se multiplie, puis se creuse pour donner la vésicule pulsatile. Le bourgeon épidermique qui s'est allongé figure à ce moment une anse : la portion antérieure restée massive évolue dans le sens glandulaire et la cellule unique qui l'unit à la paroi du corps s'allonge ; son noyau est rejeté contre la paroi. Tout l'ensemble forme une boucle ; les cellules placées bout à bout sont encore distinctes, puis elles se multiplient, perdent leurs limites et se creusent de grosses vacuoles dont la fusion donne un canal continu et régulier (fig. 4, 5, pl. I). La multiplication des cellules néphridiennes ne prend fin qu'au moment où l'organe commence à fonctionner ; aussi le canal devient-il sinueux et irrégulier. La vacuolisation progressive des cellules

achève de donner au canal cet aspect caverneux que nous avons déjà décrit. Les néphridies des vieilles souches présentent une structure véritablement réticulée, le cytoplasme et les noyaux sont rejetés à la périphérie et le cytoplasme est encombré des granulations dont il a été question dans le premier chapitre.

Chez les Naïdimorphes sans néphrostome, le processus néphridien se borne à ce que nous avons décrit. Chez les Naïdimorphes à néphrostome,



FIG. LXX. — Relations de la néphridie avec l'épiderme ventral E.
f. s. : fourreau sétigère; m. c. : fibres circulaires de la paroi du corps; m. l. : fibres longitudinales; D. : dissépiment; N. : néphridie.

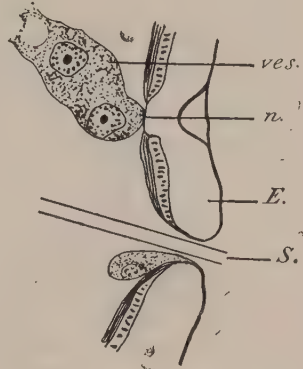


FIG. LXXI. — formation du néphridiopore (n.) par une invagination de l'épiderme (E.)
ves. : future vésicule contractile de la néphridie; S. : soie et glande sétigère unicellulaire près de l'orifice sétigère.

au bourgeon épidermique néphridien correspond un centre de prolifération péritonéal dont l'évolution a été très bien décrite par VEJDOVSKY, chez la *Stylaria lacustris*; une seule cellule donne le néphrostome; deux ou trois autres servent à l'édification du col qui unit l'entonnoir cilié à la masse granuleuse antérieure de la néphridie.

Dans les deux cas, on voit se développer des fibrilles au sein des quelques cellules péritonéales qui ont été entraînées par l'ébauche néphridienne; ces myoblastes péritonéaux s'allongent et forment les fibres conjonctives qui, en dehors du cordon néphridien, rattachent l'organe à la paroi du corps. VEJDOVSKY a désigné sous le nom de suspensorium celle de ces brides qui aboutit sur le pourtour du dissépiment.

Organogenèse du système nerveux

CHAÎNE NERVEUSE. — Pour SEMPER (1876), la partie centrale est d'origine ectodermique et le mésoderme donne les ganglions latéraux de la chaîne. ABEL (1903) s'est rangé à cet avis. Quant à DALLA FIOR (1909), il voit se former des fibrilles nerveuses qui comblent le « canal neural » et auxquelles la masse nerveuse vient se joindre ; il croit aussi à la coopération de l'ectoderme. Selon VON BOCK (1898), les masses ectodermiques venues des brèches musculaires (muskellücke) s'unissent au dernier ganglion de la chaîne qui précède la zone de bourgeonnement et forment ainsi une masse unique ; celle-ci, par étranglements, se divisera métamériquement. En 1899, GALLOWAY constate que la chaîne nerveuse est fabriquée « de novo » ; une portion médio-ventrale ectodermique contribuerait à l'édification de la partie ventrale du cordon nerveux, tandis que les éléments des deux proliférations ectodermiques ventrales régénèrent

les deux côtés du cordon nerveux. Ce sont précisément ces apports latéraux que SEMPER avait considérés comme des formations mésodermiques. GALLOWAY a observé que là où l'ectoderme est considérablement épaissi, les fibres du cordon sont peu nombreuses : cette région n'est autre que le niveau génétique (a.).

Les anciennes fibres du cordon, devenues peu nombreuses, maintiennent la continuité de la fonction nerveuse entre la souche et son zoïde. Elles persistent très longtemps et existent encore quand la séparation est déjà imminente ; mais elles ne s'allongent pas et se trouvent comprises entre les deux niveaux génétiques (a.) et (p.).

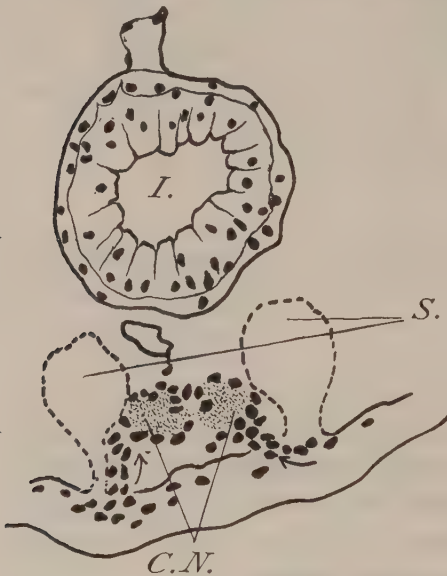


FIG. LXXII. — Coupe transversale dans le *Chaetogaster diaphanus* passant à travers une zone bourgeonnante.

S. : massifs sétigères ventraux ; C. N. : prolifération paire épidermique qui donnera la chaîne nerveuse ventrale ; I. : intestin.

Aucun tissu ne se différencie plus rapidement que celui qui constitue la substance fibro-punctuée de la chaîne. Elle se substitue au fur et à mesure de sa formation à la vieille substance fibro-punctuée, de sorte

que la chaîne présente la succession suivante : substance fibro ponctuée de la souche ancienne, substance nouvelle donnée par le niveau génétique (a.), substance ancienne comprise entre les deux niveaux génétiques, substance nouvelle donnée par le niveau génétique (p.), substance ancienne des segments empruntés à la souche par le zoïde.

La chaîne nerveuse des segments bourgeonnés est entièrement neuve et son origine est exclusivement épidermique : deux amas cellulaires concourent à sa formation.

Les ébauches métamériques sont déjà bien distinctes immédiate-

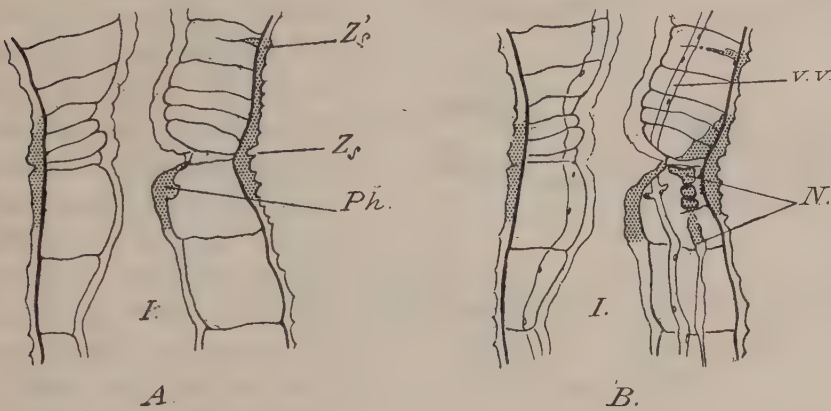


FIG. LXXIII. — A : Coupe sagittale latérale montrant l'épaississement intestinal qui représente l'ébauche pharyngienne droite (Ph.)

Z's : zone de scissiparité apparue dans un segment du zoïde précédent ; Zs : plan de scissiparité

B Coupe sagittale médiane présentant l'épaississement intestinal médian, ébauche pharyngienne primitive ; v. v. : vaisseau ventral donnant deux bourgeons latéraux, ébauche du collier circulatoire ; N. : ganglions nerveux des cinq premiers segments.

ment au-dessus du niveau génétique (a.) et dans chacune d'elles on peut déjà reconnaître autant d'assises cellulaires transversales qu'il y a de renflements ganglionnaires par métamère (fig. 10, pl. II et fig. 11, pl. I).

CERVEAU ET COLLIER PÉRIPHARYNGIEN. — SEMPER a observé que deux cordons issus de la chaîne nerveuse ventrale donnaient les branches du collier, tandis que deux masses épidermiques nées à l'endroit des lignes latérales, s'accroissent vers la partie dorsale de l'intestin et s'unissent entre elles, puis aux branches de ce collier. Ces deux masses sont les ganglions cérébroïdes ; il les a confondues avec les ganglions dorso-pharyngiens. KENNEL (1882), chez le *Ctenodrilus pardalis* et VEJDovsky (1884), chez l'*Æolosoma tenebrarum* ont montré que le cerveau est un épaississement épidermique dorsal du lobe céphalique et demeure tel ; pour KENNEL

la formation est paire et VEJDovsky la trouve impaire. Selon BÜLOW, (1883), l'ébauche cérébroïde du *Lumbriculus variegatus* est une formation épidermique paire. RIEVEL (1896) a remarqué, au cours de la régénération de l'extrémité antérieure des *Nais*, des *Ophyotrocha*, des *Lumbricus* et des *Allolobophora* que toutes les ébauches cérébroïdes sont dues à des épaisissements de la « coiffe ectodermique ».

Des travaux plus récents (VON BOCK (1898) GALLOWAY (1899) DALLA

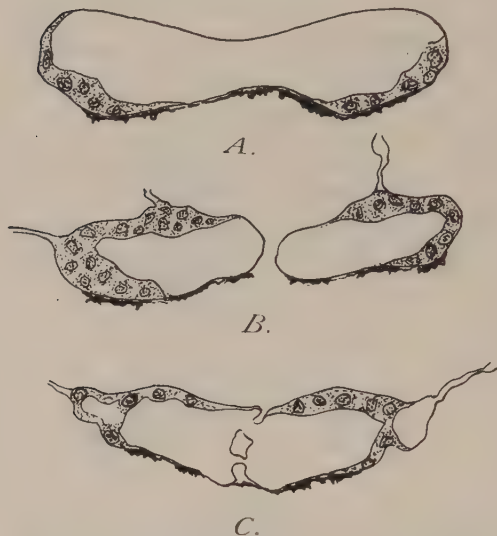


FIG. LXXIV. — Coupes transversales de la chaîne nerveuse d'un zoïde de *Chaetogaster diaphanus*, sur le point de se séparer de la chaîne.

A.: suture des deux branches du collier; B.: chaîne nerveuse dans les segment pharyngiens, scalariforme; C.: derniers ganglions pharyngiens. Les trois coupes sont orientées la face dorsale en bas.

FIOR (1909) etc.) reconnaissent aussi la même origine ectodermique des masses cérébroïdes, mais pour VON BOCK elles proviennent plus spécialement de l'épiderme latéral, par des brèches latérales et latéroventrales; les masses cellulaires paires s'accroissent en se dirigeant l'une vers l'autre, au-dessus de l'intestin; elles s'unissent et forment le cerveau; les premiers ganglions de la chaîne dont les éléments anciens se seraient multipliés émettent deux prolongements qui s'unissent aux formations ectodermiques latérales: c'est ainsi que le connectif péripharyngien est

constitué. Selon GALLOWAY, le cerveau tout entier est édifié par deux groupes de cellules épidermiques émigrées de « l'épiderme dorsal »; quant au collier, il est constitué par des éléments épidermiques provenant de deux brèches latérales et qui s'accroissent dans deux sens; dans le sens dorsal, pour se souder au cerveau ébauché et dans le sens ventral pour se joindre à la chaîne nerveuse ventrale. Il résulte des travaux de DALLA FIOR que le collier et le cerveau sont formés aux dépens de deux centres de prolifération ectodermique paires, dont une paire est latérale et l'autre latéro-ventrale et dont l'accroissement s'opère de façon que l'intestin soit embrassé.

J'ai observé le développement du cerveau chez les *Stylaria* et chez les

Chaetogaster : il débute par deux épaisissements dorso-latéraux de l'épiderme ; ces épaisissements sont d'abord peu affirmés ; les cellules épidermiques profondes émigrent dans la cavité du corps, où elles constituent peu à peu deux bourgeons bien nets. On voit les bourgeons s'accroître et s'éloigner de la paroi du corps, puis se fusionner ; ils ne sont plus rattachés à la couche musculaire pariétale que par des brides péritonéales dont

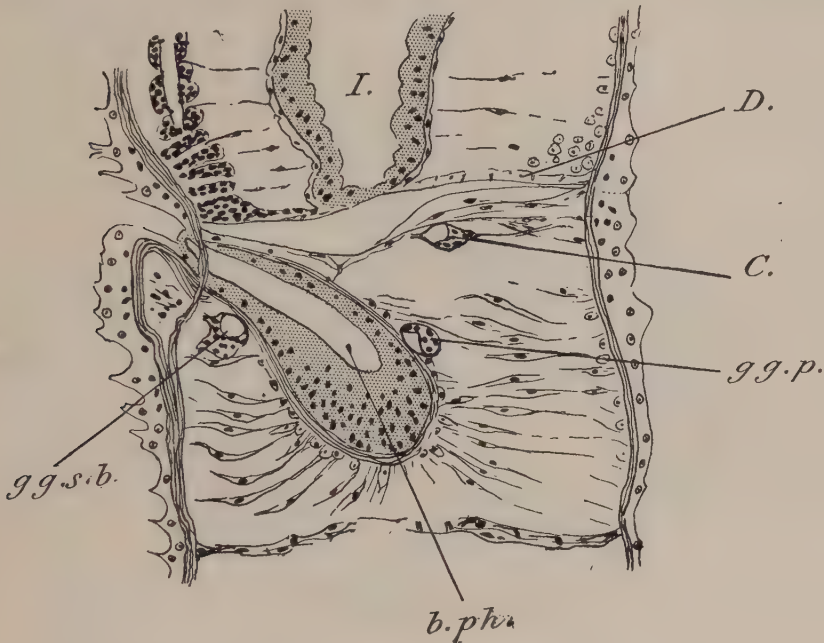


FIG. LXXV. — Coupe sagittale passant par une zone de scissiparité.

D. : dissépinement précédant le plan de scissiparité ; *C.* : cerveau ; *g. g. p.* : ganglion dorso-pharyngien ; *g. g. s. b.* : ganglion sous-buccal ; *b. ph.* : ébauche bucco-pharyngienne.

j'ai signalé l'existence dans le chapitre IV ; ces brides maintiennent l'ébauche au milieu de la cavité générale du lobe céphalique, elles constitueront plus tard les muscles cérébraux. Cette prolifération épidermique dorsale se trouve comprise dans la zone génétique (p.). Dans les figures qui représentent les étapes précédemment décrites (fig. LXXX, LXXVIII), la masse paire cérébroïde se trouve en face du ganglion sous-buccal (premier ganglion de la chaîne nerveuse ventrale) et des branches du collier qui sont les prolongements latéraux de ce ganglion.

Les derniers organes ébauchés par le niveau génétique (p.) de la *Stylaria* sont les ganglions nerveux et les bulbes sétigères ventraux du seg-

ment sétigère IV ; ce sont les ganglions du V^e segment chez le *Chaetogaster*. Le niveau génétique (p.) bourgeonne d'abord les ganglions et les bulbes sétigères ventraux du segment sétigère I ; il se produit alors deux invasions latérales des cellules épidermiques qui constitueront les branches du collier ; et la portion antérieure des ganglions sous-buccaux est édiflée par deux groupes de cellules épidermiques ventrales. Il en est de même chez le *Chaetogaster*. Pendant que s'achèvent

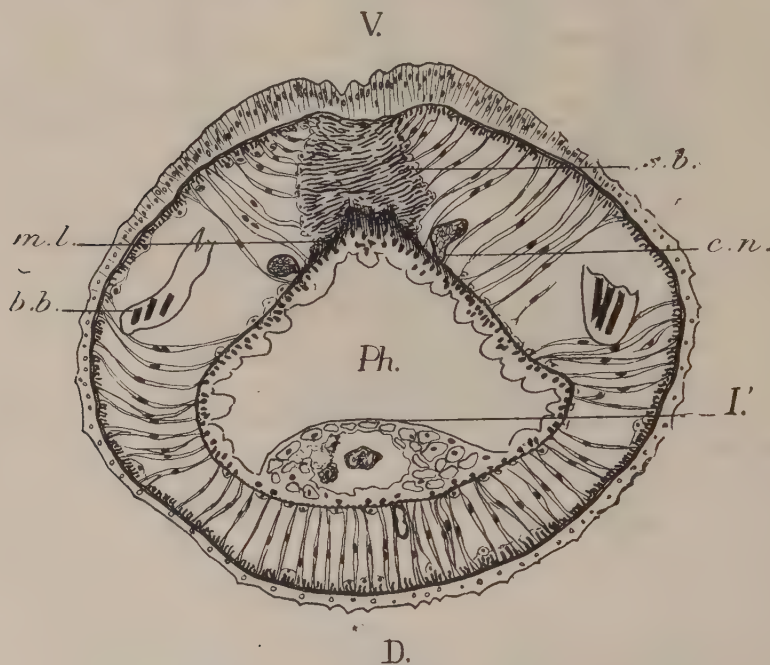


FIG. LXXVI. — Coupe transversale passant par la région antérieure du pharynx d'un zoïde encore solidaire de la chaîne, chez *Ch. diaphanus*. La bouche est encore ventrale. *S. b.* : sphincter buccal ; *c. n.* : collier nerveux péripharyngien ; *I.* : intestin de la souche en dégénérescence cellulaire ; *b. b.* : bulbe sétigère du segment buccal ; *m. l.* : fibres longitudinales du pharynx.

les segments II, III et IV les branches du collier vont à la rencontre des masses cérébroïdes ; celles-ci ne s'accroissent pas vers elles.

Les ganglions dorso-pharyngiens du *Chaetogaster diaphanus* sont longtemps isolés du cerveau. Ce sont d'abord deux petits groupes de cellules issues de l'épiderme ventral et accolés à chacun des deux bourgeons buccaux ; ceux-ci en s'accroissant, repoussent devant eux la musculature pariétale et chaque petit groupe cellulaire qui se trouvait au sommet de chaque bourgeon buccal devient peu à peu antérieur à celui-ci (fig. LXXV). Au stade dans lequel les ébauches paires pharyngiennes et

buccales se sont rencontrées, les ganglions dorso-pharyngiens ne présentent encore aucune relation avec le cerveau ; la mise en rapport ne s'opère qu'après la jonction du collier avec les masses cérébroïdes. Un faible cordon nerveux représenté par quelques cellules ganglionnaires embryonnaires chemine alors sur la face dorsale du pharynx déjà redressé et se soude à la branche du collier, au point où celle-ci se confond avec la masse cérébroïde.

Le ganglion dorso-pharyngien semble donc constituer un centre nerveux particulier dont les rapports avec le cerveau ne s'établissent que secondairement. Le processus de formation et d'accroissement est absolument le même que celui des branches du collier pharyngien ; elles aussi croissent en se dirigeant vers le cerveau.

VON BOCK avait attribué la formation de ces ganglions dorso-pharyngiens à des cellules provenant de la jeune ébauche du collier et qui auraient été entraînées le long du tube digestif. Or, dans toutes les coupes, on ne relève pas de relation immédiate entre ces ganglions et le collier. Longtemps, je le répète, la masse ganglionnaire pharyngienne demeure absolument isolée des centres nerveux antérieurs ; ce n'est que chez les zoïdes les plus avancés et sur le point de se séparer de la chaîne qu'on voit naître deux cordons de cellules ganglionnaires qui les mettent en rapport avec le collier.

Histogenèse des centres nerveux

CHAÎNE NERVEUSE. — VEJDOVSKY avait entrevu la véritable origine de la substance fibreuse : elle provient de quelques cellules de la masse ganglionnaire embryonnaire. La fig. 11, pl. I, représente la marche du processus : première étape, émigration des cellules épidermiques ; seconde étape, transformation de ces cellules en éléments ganglionnaires jeunes et enfin évolution des cellules ganglionnaires jeunes en corps centraux. On voit les noyaux des nouvelles cellules ganglionnaires à grains chromatiques si caractéristiques (et si semblables d'ailleurs à ceux des cellules épidermiques « embryonnaires ») perdre peu à peu leur pouvoir chromophile ; les grains chromatiques se résolvent en une infinité d'autres plus petits et le noyau perd sa membrane ; il reste un corps cellulaire granuleux médiocrement colorable, le nucléole seul prend une teinte bleu violacé avec l'hématoxyline à l'alun de fer. Bientôt, cette affinité pour les colorants disparaît aussi, le nucléole se divise et présente un aspect granu-

leux ; le halo clair qui l'entoure augmente d'épaisseur tandis que les corpuscules granuleux du cytoplasme se localisent à la périphérie du corps cellulaire.

Plus on s'élève dans la série des métamères, et plus le nombre de ces éléments conducteurs est grand ; ils sont peu nombreux dans le voisinage des niveaux génétiques.

Le stade métamérique représenté par la figure 11, pl. I, est presque définitif ; les cellules ganglionnaires s'allongent pour se mettre en rapport avec les éléments centraux dont nous avons décrit la formation ; ce sont déjà les multipolaires qui vont constituer les ganglions de la nouvelle chaîne. Remarquons, en passant, la présence de vacuoles qui séparent métamériquement les ébauches de la substance centrale et qui correspondent aux futurs rétrécissements intersegmentaires de la chaîne nerveuse.

CELLULES CHORDALES. — La chorde, que beaucoup d'auteurs ont voulu reconnaître chez les Naïdimorphes, dériverait, selon KOWALEVSKY, et BUČINSKY, du mésoderme ; le premier dit qu'elle provient de trois cellules qu'il a pu suivre et figurer (1871). J'ai observé aussi ces cellules dans tous les segments récemment bourgeonnés de la *Stylaria* et du *Chaetogaster* : Elles sont situées sur la face dorsale de la chaîne nerveuse, leurs dimensions sont très grandes. DALLA FIOR les remarqua aussi chez la *Stylaria lacustris*. J'ai toujours vu ces cellules au nombre de trois dans les segments assez évolués, tandis que les segments encore « embryonnaires » n'en présentent qu'une seule. Ce sont les fameuses « cellules chordales » de SEMPER et les « néoblastes » de RANDOLPH. J'ai figuré, pl. I, fig. 12, la coupe d'une chaîne nerveuse dans l'extrémité bourgeonnante de la *Stylaria lacustris*, qui présente un de ces gros éléments. Mais il ne s'agit ni d'une fibre nerveuse géante, ni d'une cellule chordale, ni de néoblaste : c'est une cellule musculaire. Comparons, en effet, ce noyau à nucléole énorme avec celui d'une fibre musculaire longitudinale (neuve) du même animal (fig. 4, pl. II) : la coloration du nucléole n'est pas homogène, le nucléole atteint une taille considérable. Si l'on suit, comme l'a fait KOWALEVSKY, ces soi-disant « cellules chordales », elles paraissent bientôt ne plus exister et l'on observe à leur place trois épaisses fibres longitudinales. Leur nombre est constant chez tous les Naïdimorphes, il l'est sans doute chez tous les Oligochètes ; la fibre impaire qui est la plus forte ferme le canal neural.

CENTRES NERVEUX CÉPHALIQUE ET PHARYNGIEN. — Le cerveau et les

ganglions dorso-pharyngiens ont le même mode histogénétique que la chaîne nerveuse centrale.

Les cordons nerveux cérébro-pharyngiens et les branches du collier péri-pharyngien sont tout d'abord des cordons plus ou moins massifs de cellules ganglionnaires jeunes ; elles se différencient peu à peu en substance fibro-ponctuée et finalement, ces cordons deviennent presque exclusivement fibreux.

Organogenèse du tube digestif

Le pharynx des *Chaetogaster* se fait, selon VON BOCK, aux dépens d'un épaissement ventral de l'intestin ; ce serait presque une évagination endodermique dont la lumière est longtemps virtuelle par suite des compressions qu'exercent sur elle les parois latérales du corps ; cette lumière pharyngienne se bifurque dans sa portion antérieure et se continue avec celles de deux invaginations ectodermiques symétriques qui sont venues par les « brèches latérales ». La bouche se formerait par un processus ectodermique impair qui évolue au-dessus des deux formations ectodermiques pharyngiennes, mais dont la croissance est centripète.

GALLOWAY qui a étudié la formation du pharynx chez *Dero vaga*, a observé qu'il naissait aussi d'un épais-

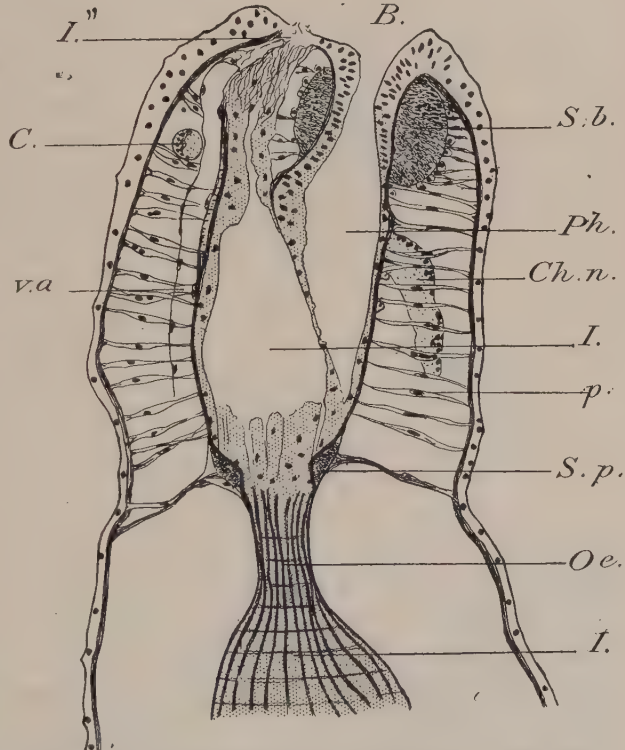


FIG. LXXVII. — Coupe sagittale de l'extrémité antérieure d'un zoïde de *Ch. diaphanus* sur le point de se séparer de la chaîne zoïdale.

B. : bouche ; S. b. : sphincter buccal ; Ph. : pharynx ; Ch. n. : chaîne nerveuse ; I' : intestin de la souche dont les parois dégénèrent ; p. : pilier pariéto-pharyngien ; S. ph. : sphincter pharyngien ; œ. : œsophage ; I. : intestin du zoïde ; v. d. : vaisseau dorsal ; C. : cerveau ; I'' : dernier point d'adhérence du zoïde et de la souche.

mique ; l'accroissement cellulaire est d'abord ventral, il devient ensuite latéral, puis dorsal et c'est du côté dorsal qu'il sera le plus épais par la suite. Ce nouvel endoderme se sépare du vieil intestin, la cavité qui les sépare sera celle du pharynx. Deux invaginations ectodermiques contribuent à l'édification de la cavité buccale. Elles ne se rencontrent d'abord pas et restent longtemps aux commissures du sinus buccal. DALLA FIOR voit le pharynx, d'origine endodermique, se fusionner avec deux invaginations buccales, d'origine ectodermique, aussitôt que la séparation du zoïde d'avec la souche est opérée. Avec SEMPER, l'on observe deux processus ectodermiques, qu'il nomme « fentes branchiales » et qui se dirigent vers l'intestin auquel ils s'unissent (par ses faces latérales). Cet accollement est suivi d'une prolifération des cellules de l'endoderme intestinal qui a pour résultat la création de deux diverticules dont les lumières s'abouchent avec celles des « fentes branchiales » ; les ébauches paires se mettent

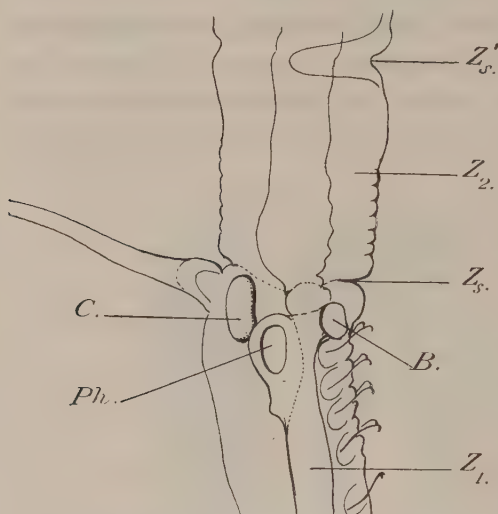


FIG. LXXVIII. — Zones de scissiparité Zs et Z's chez une *Styalaria lacustris*.

Le zoïde n°1 (Z₁) présente un bourgeon buccal (B.) en train de se souder au processus pharyngien (Ph.). Le vieil intestin occupe par rapport au pharynx une position ventrale. C. : cerveau.

en rapport avec un centre de prolifération impair et médian par rapport aux fentes branchiales ; finalement, toutes les lumières de ces ébauches n'en forment qu'une seule. Une quatrième cavité, impaire, en forme de fente losangique, s'établit entre les deux individus ; c'est la future bouche.

VEJDOVSKY a vu le pharynx naître d'une longue invagination ectodermique impaire ; elle se met en rapport avec le vieil intestin ; la bouche se trouve formée du même coup. Quant aux invaginations ectodermiques latérales, paires, qualifiées de « fentes branchiales » par SEMPER, elles sont pour VEJDOVSKY, des néphridies provisoires semblables aux néphridies céphaliques des larves d'Oligochètes ; les parois ne sont pas ciliées et elles paraissent s'aboucher à l'œsophage ; mais elles ne présentent pas d'orifice extérieur et disparaissent sans laisser aucun vestige.

Tous les Naïdimorphes présentent, en effet, aux dernières étapes de la « céphalisation », deux massifs épidermiques antérieurs qui paraissent être les dernières manifestations de l'activité du niveau génétique (*p.*). Chez les *Chaetogaster*, on trouve dans ces épaississements quelques cellules profondes qui, émigrant à travers la musculature, constituent les deux petits amas que nous avons vus être les futurs ganglions dorso-pharyngiens : c'est aussi la dernière ébauche nerveuse du niveau génétique. L'épaississement épidermique est d'abord impair, mais ensuite, l'activité histogénétique ne se manifeste plus qu'aux deux extrémités latérales du bourrelet impair et jamais les cellules de ces formations paires ne franchiront la musculature ; celle-ci enveloppe par conséquent les bourgeons buccaux.

Bien avant la naissance de ces deux ébauches, les faces ventrale et

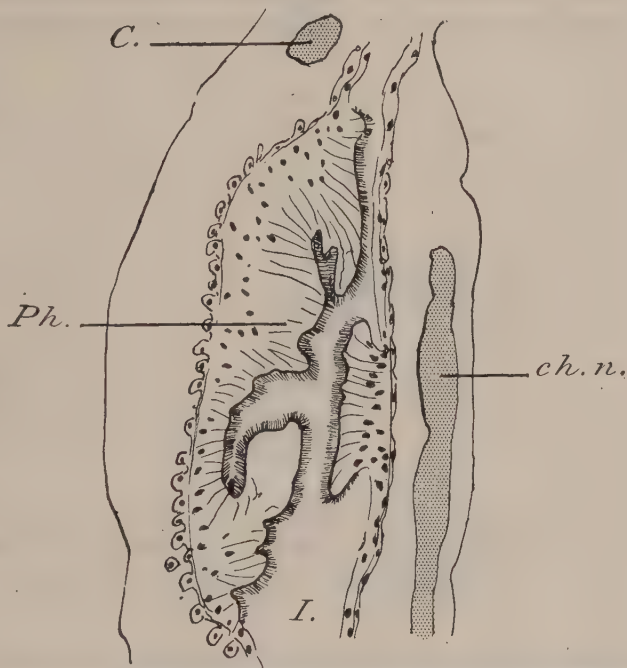


FIG. LXXIX. — Coupe du pharynx d'un zoïde de la *Stylaria lacustris* montrant l'épaississement pharyngien dorsal (*Ph.*).

C. : cerveau; *Ch. n.* : chaîne nerveuse.

latérale de l'intestin se sont épaissies, grâce à la multiplication des éléments profonds de l'épithélium. L'épaississement d'abord uniforme, se localise latéralement, chez les *Chaetogaster*, dorsalement et dorso-latéralement chez tous les autres Naïdimorphes ; il y a donc deux épaississements symétriques qui correspondent à ceux de l'épiderme. (Ces formations sont d'abord massives, elles ne se creusent que plus tard).

Les deux invaginations épidermiques et les deux évaginations intestinales s'accroissent en largeur et en longueur en se dirigeant respectivement l'une vers l'autre. Quand ces dernières ébauches acquièrent une

lumière, leur accroissement ventral est si affirmé chez les *Chaetogaster*, (accroissement dorsal chez les autres Naïdimorphes), qu'elles ont pu se souder l'une à l'autre par leur base et que leurs deux lumières sont confondues en une seule. Les parties distales restent distinctes, bien entendu ; elles ont, d'ailleurs, deux obstacles sérieux : le vaisseau sanguin ventral et la chaîne nerveuse ventrale ont persisté et sont embrassés par ces bourgeons intestinaux. Après que la fusion des évaginations intestinales et des invaginations épidermiques s'est produite, le vaisseau ventral et la chaîne nerveuse persistants se trouvent empri-

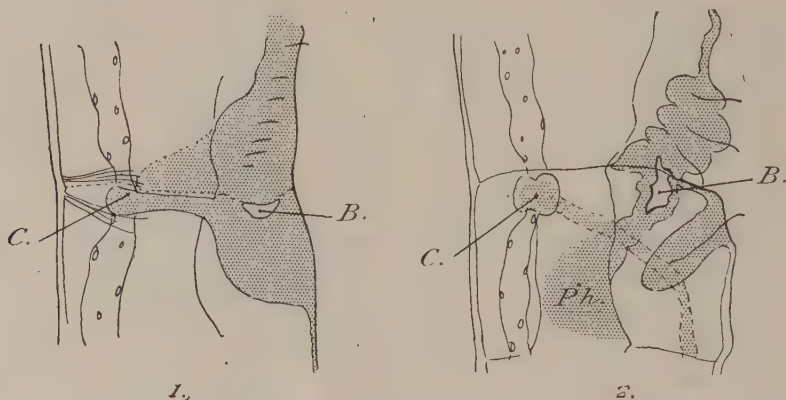


FIG. LXXX. — Esquisses sur le vivant de deux zones de scissiparité chez le *Chaetogaster diaphanus*. Le stade 2 plus avancé que le stade 1, montre le creusement du bourgeon buccal et le rétrécissement progressif du corps de la souche au niveau de la ligne de scissiparité.

C. : cerveau ; Ph. : pharynx déjà soudé à l'invagination buccale.

sonnés dans une sorte de collier tubulaire, dont la lumière est continue, et qui présente deux orifices extérieurs. Le vieil intestin se trouve rejeté dorsalement (fig. LXXVI), et à l'intérieur du pharynx nouvellement formé ; sa position est ventrale chez les autres Naïdimorphes et l'épaississement dorsal pharyngien n'a fait que s'accroître en vue de constituer l'organe préhensile ou trompe, les cellules profondes se transformant en cellules glandulaires et des cellules péritonéales se glissant dans les nombreux replis de la masse glandulaire pour donner les fibres musculaires. Chez les *Chaetogaster*, ces cellules péritonéales donneront les brides pariéto-pharyngiennes. L'anneau intestinal formé par la fusion des ébauches paires buccales et pharyngiennes finit par disparaître, les vestiges de l'ancienne chaîne nerveuse et de l'ancien vaisseau ventral se résorbent, il ne reste des quatre ébauches qu'une cavité à direction

oblique ; les orifices pairs latéraux s'élargissent et vont à la rencontre l'un de l'autre : la bouche est définitivement constituée. La rupture du tégument dorsal qui met le zoïde en liberté permet en même temps, au pharynx oblique, de se redresser et de donner à la bouche une situation nettement antérieure ; le détroit bucco-pharyngien se trouve rapproché du cerveau. Chez les autres Naïdimorphes, le grand développement du lobe céphalique laisse à la bouche sa position ventrale et la base du cerveau s'appuie sur la convexité de l'organe bucco-pharyngien.

INTESTIN MOYEN ET POSTÉRIEUR. — On peut désigner tout l'intestin compris en arrière de la zone de scissiparité sous le nom d' « intestin embryonnaire » ; toutes les cellules profondes de son épithélium sont en état de division ; les éléments nouvellement formés se glissent entre les anciennes cellules épithéliales et augmentent la surface de la paroi digestive. La portion intestinale qui traverse les segments nouvellement bourgeonnés est entièrement constituée par des éléments neufs, et cela grâce à la multiplication intense des cellules profondes de l'épithélium intestinal dans le niveau génétique ; cette multiplication cellulaire demeure permanente (quoique ralentie) chez l'individu adulte, assurant ainsi la rénovation de l'épithélium.

L'œsophage et la portion antérieure de l'intestin moyen des *Chaetogaster* et des *Æolosoma* sont édifiés par le niveau génétique (*p.*). Chez les autres Naïdimorphes (*Dero*, *Nais*, *Pristina*, *Ophidonais*, etc.), l'œsophage et le renflement, appelé gésier, des zoïdes nés par scissiparité normale, résultent de la transformation sur place de l'intestin postérieur de la souche. Chez les zoïdes nés par scissiparité hâtive naïdienne, cette même portion intestinale fait partie de segments neufs qui sont les premières productions du niveau génétique (*a.*) ; elle est donc entièrement neuve, sa différenciation n'aura lieu qu'au moment où les segments qui la précèdent seront complets (yeux et pharynx achevés). Cette transformation, consécutive à la céphalisation, de la portion antérieure du zoïde peut être expérimentalement interrompue par l'amputation de la tête, elle ne reprendra son cours qu'après régénération complète de cette dernière. Chez le *Chaetogaster*, on trouve aussi, en avant de l'intestin chloragène, une zone intestinale indifférente dont la transformation en œsophage et intestin moyen ne se produit que si la céphalisation est terminée. Chez les zoïdes nés par scissiparité hâtive, stylarienne, un fragment du vieil intestin constitue une partie de l'œsophage (Les espèces à scissiparité hâtive stylarienne ont l'œsophage plus long).

Quand le vieil intestin se modifie, son revêtement chloragogène n'est pas atteint ; il accroît seulement le nombre de ses éléments, si cela est nécessaire.

En somme, l'intestin primitif ne présente aucun renflement spécialisé : c'est le caractère du tube digestif des *Æolosoma* qui comprend un œsophage et un intestin proprement dit, dont la structure épithéliale uniforme est à peu près celle de l'intestin chloragogène des *Chaetogaster*.

LOBE ANAL ET PROCTODEUM. — Chez le *Ctenodrilus pardalis*, KENNEL (1882) a remarqué que l'endoderme s'invagine pour donner le proctodeum. PRUVOT (1891) décrit chez la *Syllis prolifera* deux diverticules latéraux de l'intestin qui écartent et brisent les muscles ventraux et pénètrent dans une paire de processus caudaux ; la duplicité de ces derniers est causée par la présence des muscles longitudinaux ventraux et on voit alors l'intestin traversé par la chaîne nerveuse.

Chez les Naïdimorphes, le proctodeum se forme par une simple suture de l'intestin et de l'épiderme. Entre le niveau génétique ($a.$) et le plan de scissiparité (Z_s), les muscles circulaires de la paroi ont pris un grand développement : c'est l'indication du sphincter anal. Un dissépiment s'était développé sitôt l'installation de la zone de scissiparité. Après que l'œuvre de céphalisation est achevée, ce dissépiment disparaît progressivement ; la portion de la souche qui se trouve au-dessous du niveau ($a.$) se rétrécit, les muscles du sphincter s'épaississent ; quand la séparation se produit, il n'y a plus aucune trace de dissépiment et l'épiderme entraîné par la contracture du sphincter est amené vers l'intestin et s'y soude. La formation du proctodeum ressemble à la cicatrisation des animaux, amputés de la région postérieure du corps.

Organogenèse de l'appareil circulatoire

Le système vasculaire dorsal et le réseau intestinal se développent avec le tube digestif et *ce sont les cellules profondes de l'épithélium intestinal qui fournissent tous les myoblastes vasculaires.*

L'endothélium cœlomique qui enveloppe le vaisseau dorsal provient, comme tout le revêtement chloragogène avec lequel il est d'ailleurs continu, des cellules péritonéales du niveau génétique.

La formation de tous les sinus sanguins intestinaux a lieu très tardivement et ne s'achève qu'au moment où l'intestin du zoïde devient apte à fonctionner. La majorité des coupes qui sont pratiquées dans les segments

bourgeonnés ne présentent qu'un vaisseau dorsal et le vaisseau collecteur ventral de l'intestin. Dans les premiers segments bourgeonnés et dans le niveau génétique lui-même, le vaisseau ventral n'est pas encore isolé de l'intestin, mais à mesure qu'on s'élève dans la série des segments, on le voit s'écarter de plus en plus du tube digestif et se rapprocher de la chaîne nerveuse ventrale; les vaisseaux métamériques seuls le mettent en rapport avec l'intestin.

Le vaisseau ventral au niveau génétique (*a.*) d'une extrémité libre bourgeonnante de *Chaetogaster diaphanus* (fig. LXXXI) se montre soudé à l'intestin et terminé en cul-de-sac. La paroi de ce vaisseau n'est alors constituée que par les cellules péritonéales de l'intestin; mais là où le vaisseau quitte l'intestin, des cellules épithéliales profondes se transforment en myoblastes vasculaires, analogues à ceux que nous avons déjà vus dans le vaisseau dorsal. Après que le vaisseau ventral s'est individualisé, il reste



FIG. LXXXI. — Extrémité postérieure d'une souche de *Chaetogaster diaphanus* récemment libérée d'un zoïde montrant la formation du vaisseau ventral (V.).

I. : intestin; A. : anus; C. N. : chaîne nerveuse.
Coupe long. épaisse.

sur la face ventrale de l'intestin un sinus médian qui sera le vaisseau collecteur du réseau intestinal, si bien que, lorsqu'on n'aperçoit pas immédiatement le vaisseau ventral dans une coupe transversale, dans les segments embryonnaires, on doit se croire encore au voisinage du niveau génétique (*a*) où le tronc collecteur et le vaisseau ventral sont encore confondus.

En quelques points, le vaisseau ventral reste uni au vaisseau collecteur; c'est là l'origine des trois vaisseaux métamériques du *Ch. diaphanus* (vaisseaux métamériques très nombreux chez la *St. lacustris*). On peut suivre sur la figure 10, pl. II, et sur la fig. LXXXI, du texte, les principales

étapes d'individualisation du vaisseau ventral, les vaisseaux métamériques impairs se forment à mesure que les dissépiments entraînent le vaisseau ventral dans le cœlome agrandi.

Les anses contractiles des segments pharyngo-œsophagiens se développent comme des bourgeons du vaisseau ventral (fig. LXXIII).

On remarquera que les ébauches de l'appareil circulatoire se forment aux dépens de l'activité de tissus déjà préexistants et que les bourgeons s'accroissent du ventre vers le dos. C'est d'ailleurs le caractère général, que présente le développement de toutes les autres ébauches. Deux sortes d'ébauches sont des formations essentiellement dorsales : le cerveau et les portions dorsales des dissépiments ; elles sont aussi des formations tardives.

Il est intéressant de citer les résultats obtenus par STERLING (1909) et ZIELINSKA (1909).

STERLING étudia l'ontogénèse du système circulatoire chez l'*Eisenia foetida* et chez l'*Helodrilus caliginosus* : Aucun vaisseau n'a un « vasothel » ; la paroi du vaisseau est toujours extérieure à une musculature ; dans les vaisseaux latéraux (anses latérales) de grandes cellules à prolongements pseudopôides reposent sur cette couche musculaire ; ce sont les myoblastes vasoconstricteurs observés par Vejdovsky et par moi. Pour la formation de ses parois, dit l'auteur, l'hémocœle ne doit rien à l'épithélium intestinal. C'est un « schizocœle », les parois se forment ensuite.

ZIELINSKA a étudié la formation de l'appareil circulatoire pendant la régénération de l'extrémité postérieure chez les *Eisenia foetida*, *Helodrilus longus*, *Helodrilus caliginosus*, *Lumbricus terrestris* et *Lumbricus rubellus*. Il est dû à des « anneaux de lacunes et à des cellules mésenchymateuses, — les premiers représentent l'hémocœle, les secondes forment les parois — qui s'établissent de chaque côté de l'intestin, entre le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral ; les vaisseaux latéraux proviennent de sinus dissépimentaires. Les parois des vaisseaux contractiles proviennent de la délamination du revêtement péritonéal chloragogène, une couche est épithéliomusculaire et l'autre se compose des cellules « matrices de la basale ».

Chap. V. — COMPARAISON DES PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION ET DE BOURGEONNEMENT

Lorsqu'on sectionne l'extrémité antérieure ou postérieure d'un Naïdimorphe, on voit jaillir le liquide cœlomique chargé de corpuscules cœlomiques libres, s'il s'agit d'une *Nais*, et de cellules péritonéales voisines de

la blessure s'il s'agit d'un *Chaetogaster* ; les muscles circulaires du corps et ceux de l'intestin, jouant le rôle de sphincters, tendent à fermer la

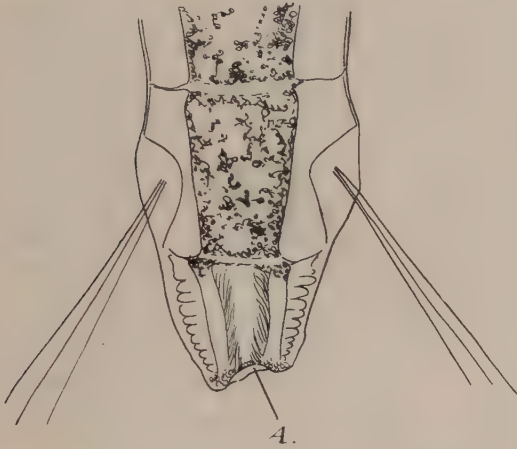


FIG. LXXXII. — Régénération d'une extrémité postérieure chez la *Stylaria lacustris*.

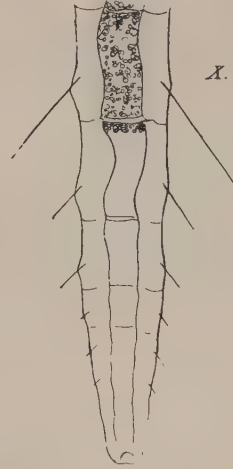


FIG. LXXXIII. — Régénération de l'extrémité postérieure d'une *Nais*.

cavité générale d'une part et l'appareil vasculaire d'autre part ; les cellules péritonéales font hernie par la blessure et sont en contact avec le milieu ambiant, l'eau douce ; elles s'arrondissent peu à peu, puis augmentent de volume grâce à l'eau absorbée par osmose ; les corpuscules lymphatiques qui se portent vers la blessure deviennent globuleux aussi et tous finissent par constituer un véritable bouchon qui s'oppose autant à l'entrée de l'eau dans les organes et dans la cavité du corps, qu'à la sortie des liquides organiques du corps.

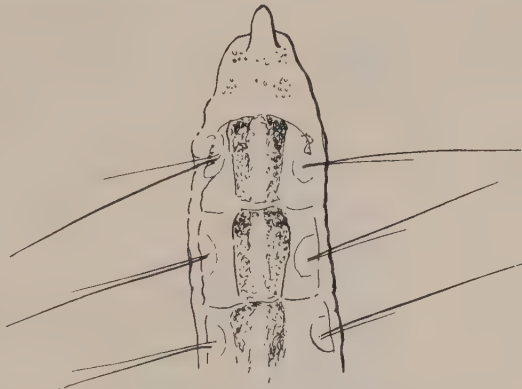


FIG. LXXXIV. — Régénération de l'extrémité antérieure d'une *Stylaria lacustris*.

Une *Nais* qui a subi une amputation de l'extrémité postérieure du corps au voisinage du segment porteur des zones de scissiparité (n.), soit par exemple dans le segment (n — 1), se régénère au moyen de l'acti-

tivité d'une zone génétique située en arrière du dissépiment $\frac{X}{XI}, \left(\frac{n-2}{1-n}\right)$ fig. LXXXIII.

Si la régénération concerne la partie antérieure du corps de la *Stylaria*, par exemple, et que la section ayant respecté les bulbes sétigères du segment amputé, passe un peu en arrière du dissépiment, le processus régénérateur s'établit au même niveau, mais quand la section passe par le milieu du segment, ou à peu de distance du dissépiment, les bulbes sétigères ou leurs muscles sont détruits et la zone génétique s'établit en arrière du dissépiment suivant. J'ai tenté les mêmes expériences sur des Tubificides et elles m'ont donné les mêmes résultats. Ils permettent d'énoncer la loi suivante :

Le niveau génétique d'un segment sétigère est toujours situé en arrière du dissépiment et en avant de l'appareil sétigère.

Organogenèse dans la Régénération

Dans la régénération de l'extrémité postérieure du corps, le processus organogénétique est absolument identique à celui du bour-

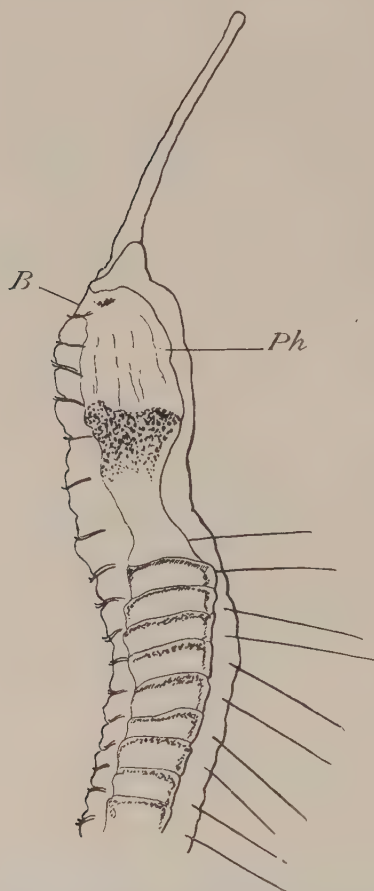


FIG. LXXXV. — Zoïde arraché de la souche avant son complet développement. Formations buccale et pharyngienne impaires. (*St. lacustris*).

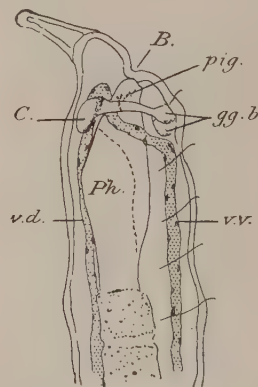


FIG. LXXXVI. — Régénération de l'extrémité antérieure du corps d'une *Stylaria lacustris*.

B. : invagination buccale impaire ;
Ph. : formation pharyngienne impaire ;
C. : cerveau ; pig. : pigments de l'œil ;
gg. b. : ganglions sous-buccaux ; v. v. :
vaisseau ventral ; v. d. : vaisseau dorsal.

geonnement des segments postérieurs, mais l'organogénèse de l'extrémité antérieure régénérée présente quelques différences : l'ébauche épidermique buccale est impaire ; l'ébauche intestinale pharyngienne l'est aussi. [Les bourgeons impairs ne se creusent pas secondairement, ils sont tout de suite constitués, l'un par une invagination épidermique, l'autre par une évagination de la paroi intestinale.

Il n'y a plus d'ébauches paires parce qu'il n'y a pas préexistence de chaîne nerveuse et de vaisseau sanguin. Si l'on sépare prématurément un zoïde de sa souche (fig. LXXXV), au stade où les ébauches buccales et pharyngiennes commencent à se diviser, le processus bourgeonnant s'arrête, puis, dès que la cicatrisation des tissus arrachés est terminée, le bourgeonnement reprend son cours ; mais, il n'est plus question d'ébauches paires, ce sont des ébauches impaires dont l'accroissement est normal.

TROISIÈME PARTIE

Rapports entre les deux modes de Reproduction

Chap. — I. COEXISTENCE DE LA REPRODUCTION ASEXUÉE ET DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

Les Naïdimorphes deviennent sexués à certaines époques de l'année. VEJDOVSKY et ses prédécesseurs l'avaient déjà remarqué. E. PIGUET (1909) dans une très belle étude systématique : « les Naïdides de la Suisse française, » a établi la durée de la période sexuée d'un grand nombre d'espèces du genre *Nais* : octobre à novembre pour la *Nais obtusa*, septembre à novembre pour la *Nais pseudo-obtusa*, juin à juillet pour la *Nais elinguis*, etc. Le même auteur n'a pas observé de *Chaetogaster* sexués non plus que de *Dero*, ni de *Stylaria*.

Les *Chaetogaster* que j'ai recueillis pendant les mois de septembre et d'octobre étaient tous sexués, les *Stylaria* l'étaient de juin à novembre, les *Dero* le sont pendant les mois d'été. Nous avons vu dans le chapitre I que les *Aelosoma* présentent des organes génitaux en novembre.

Cette phase sexuelle dure peu de temps et l'appareil génital entre en régression dès que la période est close : c'est un phénomène d'épigamie.

Certains auteurs : ED. PERRIER (1872), TAUBER (1874), SEMPER (1877), PIGUET (1906) admettent que l'apparition des ébauches génitales marque

l'arrêt de la faculté de bourgeonner. J'ai pu suivre longtemps et observer de près des individus porteurs d'ébauches génitales : ils n'ont jamais cessé de bourgeonner et de se reproduire par scissiparité. Ces phénomènes de reproduction agame persistaient encore à l'époque de la maturité sexuelle ; tels sont la plupart des *Chaetogaster*, chez lesquels l'activité bourgeonnante est particulièrement remarquable. On les voit encore se reproduire asexuellement à l'époque de l'accouplement. VEJDovsky l'avait observé sur les *Chaetogaster diaphanus* et *Limnaei* et je l'ai noté chez toutes les autres espèces du genre ; et à cause de cela même, il nous est impossible de connaître le nombre de segments que peut présenter un individu simple.

Quelques Naïdimorphes cependant cessent de bourgeonner à l'époque de la complète maturité sexuelle¹ ; en voici la raison : les fonctions de nutrition que la souche assure sont insuffisantes pour les besoins des zoïdes et de l'animal souche sexuellement mûr. A cette époque, en effet, les sacs génitaux des animaux dont il est question, s'étendent parfois jusque dans le XI^e segment sétigère ; ils compriment à ce point l'intestin qu'il n'est plus perceptible que par la coloration brune de son revêtement chloragogène. Les *Chaetogaster* et les *Æolosoma* ont des produits génitaux moins abondants ; les sacs génitaux du *Chaetogaster* ne s'étendent pas à plus d'un segment et ne compriment pas l'intestin, car leur corps est aussi plus large ; les *Æolosoma*, dont le corps est plus étroit, ont des spermatozoïdes libres dans la cavité générale.

Quand l'activité bourgeonnante est peu développée, comme cela s'observe chez les *Dero* et chez les *Ophidonais*, l'arrêt de la reproduction agame peut coïncider avec l'apparition des ébauches génitales. Mais très souvent, j'ai trouvé des *Dero* sexués qui présentaient encore à l'extrémité postérieure du corps un zoïde en voie d'achèvement.

Il nous est donc permis d'établir que *le corps des Naïdimorphes continue de s'accroître par bourgeonnement et ne cesse de se diviser par scissiparité, pendant que naissent et évoluent les éléments reproducteurs dans les métamères génitaux ; que le bourgeonnement et la scissiparité sont suspendus pendant les phénomènes de la scissiparité sexuelle, chez les espèces dont le degré d'activité bourgeonnante est faible et dans lesquelles les sacs génitaux*

1. A ce point de vue, on ne peut s'empêcher de rapprocher les Naïdimorphes de la *Salmacyna Dysteri*, Huxley (A. MALAQUIN 1911) chez qui la forme hermaphrodite est la plus fréquente ; les métamères sont unisexués ; les zoïdes sexués sont en tous points semblables au parent sexué ; les deux modes de reproduction coexistent jusqu'à l'hermaphroditisme complet.

sont très étendus ; mais qu'il y a coexistence des deux modes de reproduction pendant toute la période des accouplements et des pontes, chez les espèces dont le degré d'activité bourgeonnante est élevé et dont les sacs génitaux sont peu développés.

Stolonisation épigamique

Considérons maintenant les zoïdes issus de souches sexuées, que celles-ci ne soient pourvues encore que d'ébauches, ou bien qu'elles possèdent déjà des sacs génitaux et un clitellum. Il est permis de penser que l'individu porte dans tout son être une disposition à la sexualité et que les zoïdes doivent, eux aussi, acquérir des organes génitaux. Il n'en est pas autrement, en effet ; toutes les chaînes dans lesquelles la souche est sexuée sont composées de zoïdes qui présentent des ébauches génitales à toutes les phases de développement. Il y a une véritable stolonisation épigamique.

En isolant dans une série de cristallisoirs, des chaînes zoïdales de Naïdimorphes dont les souches sont sexuées il m'a été possible de procéder à une étude méthodique de ce phénomène de stolonisation épigamique.

La chaîne de *Chaetogaster diaphanus* représentée fig. LXXXVII, montre deux zoïdes déjà pourvus d'ébauches ; le zoïde le plus avancé Z¹, qui est aussi le zoïde

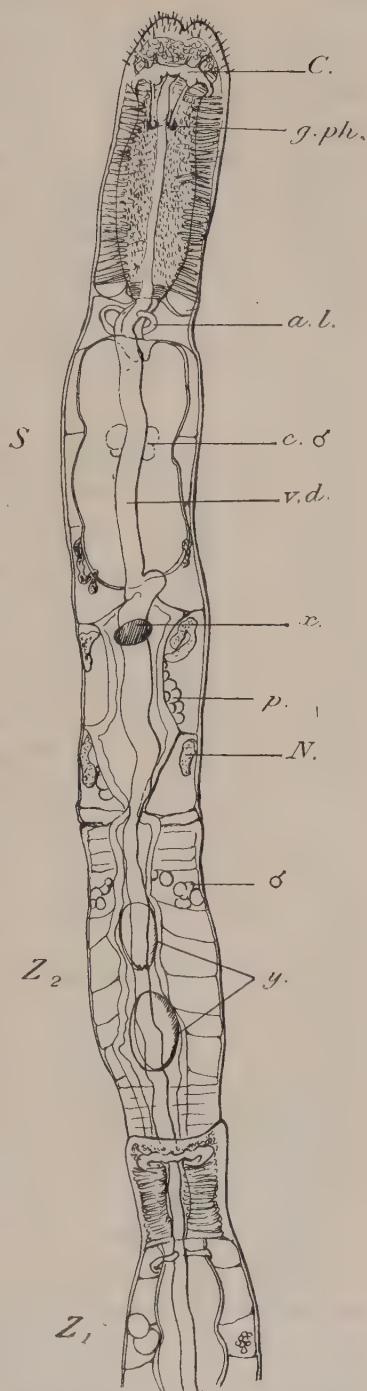


FIG. LXXXVII. — Partie antérieure d'une chaîne de *Chaetogaster diaphanus*, montrant la présence d'ébauches génitales dans la souche et dans les deux zoïdes.

C. ♂ : ébauche de l'appareil déférent mâle ; C. : cerveau ; g. ph. : ganglions dorso-pharyngiens ; a. l. : anse contractile ; x. : petite proie subissant la digestion dans l'intestin chloragène de la souche ; v. d. : vaisseau dorsal ; y. : proies digérées ; N. : néphridie ; p. : cellules péritonéales en multiplication.

le plus éloigné de la souche, présente des spermatogonies dans le segment σ ; la chaîne est vue de dos ; si elle était vue ventralement, nous aurions pu voir les ébauches de l'appareil déférent σ de ce zoïde Z^1 , (ainsi que celles de la souche). Le zoïde n° 2, Z^2 , qui est moins avancé, puisque ses segments antérieurs ne sont pas encore constitués — il est réduit aux cinq segments sétigères bourgeonnés par le niveau génétique (a.) — présente un segment mâle bourré de spermatogonies (premier

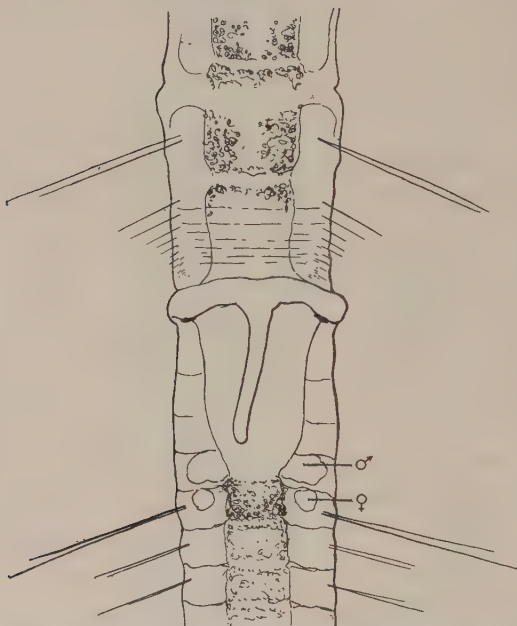


FIG. LXXXVIII. — Zoïde d'une souche sexuée de *Stylaria lacustris* présentant déjà des testicules et des ovaires.

segment sétigère du corps moyen). Ce segment, on s'en souvient, est formé de la partie postérieure du segment ($n + 1$), tandis que chez les *Stylaria*, *Dero* et *Nais*, le segment σ est le dernier segment édifié par la zone de céphalisation ou zone génétique (p.). Le segment ω est constitué par la partie sétigère du segment ($n + 1$).

GALLOWAY dit à ce sujet : « Il est suggestif que des animaux sexués aient pu être formés par voie asexuée ; les testicules naissent sur la face postérieure du dissépiment III-IV, qui est un

dissépiment neuf produit par l'activité de la zone de bourgeonnement dans une région localisée chez le parent à un niveau bien postérieur à celui qu'occupent ordinairement les gonades mâles ; les ovaires naissent sur la face postérieure du dissépiment des segments sétigères IV-V, dissépiment original, adulte. »

GALLOWAY commet une erreur en envisageant le dissépiment qui sépare les segments sétigères IV et V comme un dissépiment adulte ; il est formé par le niveau génétique (p.). De plus, si l'on considère la souche d'une chaîne zoïdale de la *Dero vaga*, nous observons que le premier zoïde emporte tous les segments situés en arrière du XVIII^e sétigère ; si la nouvelle zone de scissiparité s'établit dans le XVIII^e sétigère, le zoïde

n° 2 n'aura, par conséquent, que des segments nouvellement bourgeonnés. Et aucun des dissépiments ne mérite plus le nom de dissépiment adulte. Mais la conclusion de cet auteur est intéressante : « Ces faits prouvent que les éléments sexuels tirent leur origine comme les autres formations nouvelles, de masses cellulaires indifférentes. » Toutes les cellules génitales des zoïdes proviennent, en effet, d'éléments péritonéaux proliférés aux niveaux génétiques (*a.*) et (*p.*), c'est-à-dire des éléments indifférents appartenant, comme le fait remarquer l'auteur anglais, à un segment de la souche bien postérieur à celui qu'occupent ordinairement les gonades. Toutes les cellules péritonéales sont susceptibles de devenir des éléments génitaux.

L'étude des chaînes épigamiques montre que plus la souche est avancée dans son évolution épigamique et plus le zoïde qui s'en détache l'est aussi ; les zoïdes qui se séparent de souches dont les ébauches génitales sont peu développées, paraissent n'en être pas pourvus eux-mêmes ; peut-être relèverait-on dans des coupes des cellules péritonéales en division mitotique, mais rien de précis n'est perceptible sur le zoïde vivant. Les zoïdes de *Chaetogaster* mûrs et pourvus d'un clitellum sont encore solidaires de la chaîne quand la transformation des cellules épidermiques en cellules glandulaires du clitellum commence à se manifester. On peut donc dire que *l'évolution épigamique des zoïdes est parallèle à celle des souches.*

Chap. II. — LIMITE ET CONDITIONS DU PHÉNOMÈNE ÉPIGAMIQUE

TAUBER, ED. PERRIER et BRESTCHER ont écrit que les Naïdimorphes meurent après la ponte. Avant l'hiver et avant de disparaître, ces Oligochètes déposeraient des cocons et c'est sous forme d'œufs que les espèces passeraient la saison d'hiver. « Les seuls Naïdimorphes que l'on puisse trouver, dit BRESTCHER, sont ceux qui se retirent dans la profondeur de l'eau ou dans la vase. » Je n'ai pas besoin de rappeler ici les observations de Piguet, ni les miennes ; j'ai établi dans une des pages précédentes que les *Naïdimorphes continuent de vivre et de bourgeonner activement tout l'hiver.*

VEJDOVSKY aussi, avait reconnu qu'ils ne périssent pas après les phénomènes de la reproduction sexuelle (1884). Ayant constaté, en 1892, l'enkystement d'*Eolosoma* cultivés dans des cristallisoirs, VEJDOVSKY a voulu différencier ce phénomène de celui que présentent les Vers de terre. Ce

ne sont pas de vieux individus qui s'enkystent, mais des Lombrics jeunes qui viennent de déposer des cocons ; c'est une phase de repos après la période d'activité génitale. VEJDOVSKY qui ne connaît pas d'*Æolosoma* sexués trouve que les espèces de ce genre s'enkystent après une longue période de bourgeonnement. « L'animal bourgeonne depuis le printemps jusqu'à l'automne. » Il n'y a pas de relation entre l'enkystement des *Æolosoma* et la génération sexuelle, car « la période génitale de ces animaux est courte et les individus sexués sont rares ; il est probable que ceux-ci meurent après la ponte. Ils doivent se reproduire asexuellement plusieurs fois et s'enkyster ensuite : l'enkystement est un repos régénérateur des tissus. » Et VEJDOVSKY rapproche ce repos par enkystement, de la phase de sporulation des Protozoaires ; le bourgeonnement, rattachant la bipartition de ces êtres unicellulaires. Je n'ai jamais observé l'enkystement des *Æolosoma*. Mais s'il existe, il me semble que ce doit être après la période génitale, qui dure pendant les mois de novembre et de décembre, car BEDDARD (1888) a observé ce phénomène durant les mois d'hiver ; il l'attribuait aux dures conditions de cette saison, ce qui est impossible : au fond de l'eau, où ils vivent, l'hiver n'est pas sensible. Quoi qu'il en soit, l'enkystement des *Æolosoma* ne répond ni aux dures conditions de l'hiver, ni à un repos régénérateur des tissus après le bourgeonnement. Il répondrait plutôt, comme chez les Lombrics, à une phase de repos après la période génitale.

J'ai conservé pendant longtemps des *Stylaria lacustris* et des *Chaetogaster diaphanus* dans des cristallisoirs ; ils avaient été recueillis au mois d'août, dans les eaux du lac Daumesnil, et ils étaient tous sexués. Vers le mois de décembre, l'appareil génital commença à régresser et je pus alors observer la marche du phénomène régressif ; elle était bien plus rapide chez les *Chaetogaster* ; la régression durait encore au mois de janvier chez les *Stylaria*. Rien n'était plus intéressant que le retour de la *Stylaria* à la vie bourgeonnante : dès les premiers signes régressifs de l'appareil génital, l'activité proliférante se réveille dans le pygidium, en arrière du dissépiment et une nouvelle chaîne est bientôt formée.

On ne peut imputer l'apparition des caractères et des organes de la sexualité à des conditions défavorables et voici, à ce propos, une intéressante observation de PIGUET : En juin et juillet, des *Nais communis* abondaient dans les mares de la tourbière du Tronchet dont les eaux sont brunes, épaisses et concentrées par la sécheresse ; quatre exemplaires seulement présentèrent des organes génitaux. Tous les représentants de

la même espèce, habitant l'eau peu abondante, mais fraîche et courante d'un ruisseau voisin, étaient en pleine période sexuelle.

On peut élever des *Stylaria*, des *Nais* et des *Chaetogaster* dans des milieux dont les conditions sont des plus défavorables sans qu'apparaisse jamais une reproduction génitale. La température seule paraît influencer : des *Stylaria* et des *Dero*, que je conservai dans des cristallisoirs pendant tout un hiver, acquièrent des organes génitaux au mois de février ; le milieu aquatique n'était pas défectueux, mais la température moyenne de la salle était souvent de 20° ; E. PIGUET (1906) observa que des *Ophiodonais* cultivées en aquarium dans une salle chauffée, depuis le mois de décembre, devinrent sexuées aux mois de février et de mars ; d'autre part, la période de reproduction sexuée des Naïdimorphes coïncide généralement avec les mois d'été.

CONCLUSIONS

1^{re} Partie. — L'épiderme des Naïdimorphes est pourvu de cellules tactiles, hautement différenciées, dont chaque prolongement basal traverse la musculature et aboutit à l'une des cellules bipolaires d'un ganglion intermédiaire, qui les met en relation avec les multipolaires des centres nerveux. Ces éléments sensoriels sont surtout répandus sur le lobe céphalique. Ils existent isolés sur tout le corps et sont assez nombreux sur le lobe anal.

Le renflement de l'Intestin moyen, appelé par les auteurs : « estomac » chez les *Chaetogaster* et « gésier » chez les autres Naïdimorphes, a une structure épithéliale et un réseau intraépithélial si particuliers qu'il est possible que ce soit une chambre branchiale. Il existe, ventralement, tout le long de l'Intestin, un vaisseau collecteur du réseau capillaire intraépithélial qui est en relation avec le vaisseau ventral par des vaisseaux transversaux impairs métamériques (un par métamère). Tout le système circulatoire intestinal n'est pas compris entre l'épithélium intestinal et la couche chlorogène : il est intraépithélial. Quelques cellules épithéliales profondes, qui sont des éléments de rénovation épithéliale, peuvent se transformer en myoblastes vasculaires ; dans ce cas, c'est la partie de leur corps qui s'appuie contre la basale épithéliale qui se transforme en sarcoplasme. L'extrémité postérieure des vaisseaux dorsal et ventral n'est pas libre, elle se confond dans la région anale avec le plexus circulatoire intestinal.

Tout le revêtement chloragogène est isolé de l'épithélium intestinal : par la basale de ce dernier, par le système lacunaire sanguin et par la couche des muscles intestinaux. Les corpuscules ou chloragosomes, paraissent être des produits d'excrétion puisés dans le sang de la digestion; car plus l'animal est âgé, plus les chloragocytes en contiennent; il n'existe pas de chloragocytes dans les parties de l'intestin qui ne sont pas digestives et qui sont dépourvues de capillarisation sanguine. Les chloragosomes se comportent vis-à-vis des réactifs et des colorants comme les grains d'excrétion des cellules néphridiennes.

La chaîne nerveuse ventrale des Naïdimorphes ne contient aucune formation assimilable à une « chorde ». Chaque masse cérébroïde du *Chaetogaster diaphanus* contient un organe sensoriel logé dans un amas de cellules ganglionnaires qu'on ne peut homologuer à aucun des organes sensoriels connus. La « Chitinplättchen » décrite par VEJDovsky chez les *Chaetogaster*, se réduit à deux ou trois cellules ganglionnaires aplaties coiffant le petit lobe médian du cerveau. Les yeux de la *Stylaria lacustris* sont des yeux épithéliaux, composés de six cellules visuelles environ, rangées sur une ligne transversale; ces cellules à structure vacuolaire, sans « phaosome » sont en *relation immédiate* avec les bipolaires d'un ganglion situé entre la cuticule de l'épithélium épidermique et sa basale. Un nerf optique court et épais, unit le ganglion à la partie la plus antérieure du collier neural. Il existe entre les cellules de la gouttière pigmentaire (cellules épidermiques modifiées) et les cellules visuelles qui s'y logent, de petites cavités remplies d'un liquide incolore, hyalin, qui jouent le rôle de cristallins.

Tous les *Naïdimorphes* deviennent sexués à une époque déterminée de l'année. Ils ont tous le même appareil génital compliqué : une paire de spermathèques qui s'ouvrent en avant du clitellum (elles sont situées chez les *Chaetogaster* dans le quatrième segment) ; un sac ovarien, formé par l'extension d'une toile dissépinementaire, dans lequel les ovules accomplissent tout leur développement ; un sac testiculaire, sauf chez les *Æolosoma*, formé de la même manière, mais aux dépens du dissépiment précédent ; deux canaux déférents pourvus d'un large entonnoir cilié et suivis d'un organe éjaculateur, l'atrium.

Tous les Naïdimorphes pondent leurs œufs par deux orifices oviducteurs, placés latéralement, dans le clitellum et précédés d'une courte trompe oviductrice. La ponte n'est pas suivie de la mort des animaux.

2^e Partie. — Le bourgeonnement et la scissiparité des Naïdimorphes

sont ainsi caractérisés : les zones de scissiparité sont toujours situées dans un segment déterminé, en arrière du dissépiment, et non comme on l'a dit, à la limite de deux segments ; il serait, d'ailleurs, impossible qu'un organe aussi spécialisé que le dissépiment devint un centre génétique.

Il convient de distinguer deux modes de reproduction asexuée, un mode à scissiparité normale, suivant lequel se multiplient les *Dero* et les *Ophidonais*, et un mode de scissiparité hâtive ; tous les autres Naïdimorphes jouissent de ces deux modes de reproduction agame.

Il y a une *scissiparité hâtive naïdienne* qui s'oppose à la *scissiparité hâtive stylarienne*. Dans la première, le corps des zoïdes est tout entier bourgeonné, dans la deuxième, une petite partie du corps de la souche est emportée par chaque zoïde formé. La scissiparité hâtive reproduit exactement, mais dans un temps raccourci, l'histoire de la scissiparité normale ; elle lui est subordonnée : elle ne peut se produire qu'à la suite d'une scissiparité normale.

Dans les deux scissiparités, normale et hâtive, la zone est dans une région déterminée du corps ; cette région s'étend sur plusieurs segments chez les longues espèces, à segments nombreux. Elle est située dans un segment fixe chez les espèces paucisegmentées et petites ; la souche ne peut se réduire à une longueur moindre ; aussi, le nombre des scissiparités stylariennes, qui enlèvent chaque fois un fragment du corps de la souche, est-il limité. Cette longueur minima de la souche est spécifique, elle correspond à 17 segments chez les *Stylaria* et chez les *Pristina*, à 11 segments chez les *Chaetogaster*, à 8 chez les *Æolosoma*, etc.

Le bourgeonnement des Naïdimorphes est plus intense et le nombre de leurs scissiparités est plus élevé quand le milieu nutritif est plus riche. Le plus grand nombre d'entre eux se nourrissant de débris végétaux, ils trouvent en hiver une nourriture plus abondante qu'en aucune autre saison. Aussi la complexité des chaînes zoïdales est-elle plus grande et le nombre des individus plus grand, en hiver.

L'accroissement de l'extrémité postérieure libre d'un Naïdimorphe, résulte de l'activité génétique des cellules, limitée à une zone, qui est située dans le lobe anal, en arrière du dernier dissépiment ; elle répond au niveau génétique α des zones de scissiparité.

La zone de scissiparité qui s'installe, on l'a vu, dans un segment d'une région déterminée de l'animal, se compose de deux niveaux génétiques α , p , que sépare le plan de scissiparité. Le niveau p , situé immédiatement en arrière de ce plan, produit de bas en haut des segments et un

lobe céphalique. Le niveau *a* situé un peu plus loin, en avant du plan de scissiparité, produit des segments qui s'accroissent en avant. Tous les segments produits par *a* sont des segments quelconques avec des soies, des néphridies, et un intestin ordinaire susceptible de transformations ; tous ceux produits par *p* contiennent un intestin spécialisé, un appareil circulatoire indépendant du tube digestif et des anses vasculaires contractiles qui réunissent le vaisseau dorsal au vaisseau ventral, ils sont dépourvus de néphridies et ne portent généralement que des soies ventrales ou pas du tout.

C'est l'épiderme qui remplit le plus grand rôle génétique. Les bulbes stégigères et leurs muscles, les muscles circulaires du corps et les néphridies sont des productions de l'épiderme. Les ganglions métamériques de la chaîne nerveuse ventrale sont donnés par des proliférations paires de l'épiderme ventral, le tissu fibreux central dérivant secondairement de ces masses ganglionnaires. Le cerveau résulte de deux proliférations de l'épiderme dorsal. Le collier, qui réunit le cerveau à la chaîne nerveuse ventrale est dû à deux proliférations de la partie antérieure de la masse ganglionnaire sous-buccale qui est tout entière d'origine épidermique, et à deux invasions cellulaires épidermiques, latérales, qui croissent à la rencontre des masses cérébroïdes. La masse centrale fibro-ponctuée de ces masses nerveuses antérieures résulte aussi de la différenciation sur place des cellules ganglionnaires jeunes. Enfin, la bouche résulte de deux épaisissements ventraux de l'épiderme qui se creusent secondairement.

Les « cellules chordales » ou « néoblastes » des auteurs qui selon les uns, ébauchent une chorde, selon les autres, sont les initiales du mésoderme sont des cellules musculaires jeunes, qui formeront la musculature longitudinale, dorsale, de la chaîne nerveuse.

Les dissépiments, les muscles longitudinaux et l'endothélium coelomique proviennent de la multiplication des cellules péritonéales au niveau génétique.

Pendant le bourgeonnement, le système circulatoire n'apparaît que comme une dépendance du tube digestif ; le vaisseau ventral et les vaisseaux métamériques naissent aux dépens du vaisseau collecteur de l'intestin, qui suit, sur la paroi ventrale de ce dernier un trajet parallèle à celui du vaisseau dorsal. Les différenciations de l'épithélium digestif et la formation du réseau capillaire intestinal sont les dernières modifications qui surviennent chez le zoïde « achevé ».

Le pharynx résulte de deux évaginations épaisses de l'intestin qui

vont à la rencontre des deux processus épidermiques buccaux. Au début, le pharynx est représenté par un épaississement impair de l'intestin, de même que le processus buccal épidermique est d'abord impair. Les expériences de régénération artificielle, antérieure, montrent bien que cette duplicité des ébauches pharyngienne et buccale est attribuable à la persistance du vaisseau ventral et de la chaîne nerveuse de la souche à travers la chaîne zoïdale.

3^e Partie. — Les individus qui deviennent sexués continuent à bourgeonner et à se reproduire par scissiparité jusqu'à la maturité sexuelle. Chez les *Chaetogaster* même, les phénomènes de la reproduction asexuée se poursuivent pendant toute la période génitale.

Tout zoïde né par bourgeonnement d'un individu sexué est également sexué. Quand ils se séparent de l'individu souche sexué, les zoïdes présentent des ébauches génitales d'autant plus développées que l'appareil génital maternel est plus avancé dans son évolution.

La période génitale ne se termine pas par la mort de l'animal ; les organes génitaux régressent et, dès le début de cette phase régressive, l'extrémité postérieure du corps recommence à bourgeonner de nouveaux segments, chez les espèces où cet accroissement avait pris fin, lors de la maturité sexuelle.

L'apparition du phénomène de l'épigamie ne répond à aucune mauvaise condition de vie ; les Naïdimorphes chez qui ce phénomène apparaît le plus vite sont justement ceux qui vivent dans des milieux favorables.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1744. TREMBLEY. Mémoire pour servir à l'histoire des Polypes d'eau douce.
 1771. MÜLLER (O. F.). Von Würmern des süßen und salzigen Wassers.
 1774. — Vermium terrestrium et fluviatilium.
 1788. LINNÉ. Systema naturæ.
 1816. LAMARCK. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.
 1823. GRUITHUISEN. Anatomie der gezüngelten Naide, *Nais proboscidea* und über Entstehung ihrer Fortpflanzungsorgane. (*Nova. Acta Nat.* T. XI).
 1849. MAX SCHULTZE. Ueber die Fortpflanzung durch Theilung bei *Nais proboscidea* (*Wiegmann's Arch. f. Naturgesch.*, Jahrg. 15, Bd. I.).
 1851. LEUCKART (R.). Ueber die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea*. (*Id.*, Jahrg. 17, Bd. I.).
 1852. MAX SCHULTZE. Noch ein Wort ueber die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea* (*id.*, Jahrg. 18, Bd. I.).

1857. LEYDIG. Ueber des Nervensystem der Anneliden.
1860. CLAUS KARL. Ueber die ungeschl. Fortpfl. von *Chaetogaster*. (*Wurzburg Naturwiss. Zeitschrift*).
1861. CLAPARÈDE (E. R.). Recherches sur l'anatomie des Oligochètes. (*Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève*, Tome 16, 1^o Pt.).
1861. D'UDEKEM. Notice sur les organes génitaux des *Aelosoma* et des *Chaetogaster*. (*Bull. Acad. royale Belgique*, T. XII.).
1862. LEYDIG. Lehrbuch der Histologie d. Menschen und Thiere.
1863. CLAPARÈDE (E. R.). Description de *Ctenodrilus pardalis*. (*Beobacht. über Anat. und Entw. geschlechtl. Wirbellos. Thiere*), Leipzig.
1859. RAY LANKESTER (E.). On the existence of distinct larval and sexual forms in the gemmiparous Oligochetous worms. (*Annals Mag. Nat. Hist.*, ser. IV, vol. 4.).
1870. — On some migration of cells. (*Quart. Journ. microsc. sc.*, vol. X.).
1870. PERRIER (Ed.). Sur la reproduction scissipare des Naïdines. (*C. R. A. Sc.*, Tome 70, p. 1304.).
1871. KOWALEWSKY. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. (*Mém. Acad. Imp. St-Petersbourg*.).
1871. RAY LANKESTER (E.). Outline on some obs. on the org. of Oligochet. Annelids. (*Annals Mag. Nat. Hist.* Ser. IV, vol. 7.).
1872. PERRIER (Ed.). Histoire naturelle de *Dero obtusa*. (*Arch. zool. expér. et gén.*, Tome I.).
1873. TAUBER. Om Naidernes tygning og Kjønnsforhold. (*Naturhist. Tidskrift*.).
1874. — Underso gelser over Naidernes Kjønnslose formering (id. Bd. IX.).
1875. SEMPER (C.). Die Verwandtschaftbeziehungen der gegliederten Thiere. (*Zool. Inst. in Wurzburg*, Bd. II.).
1876. — Strobilation und Segmentation. (id., Bd. III.).
1877. — Beiträge zur Biologie d. Oligochaeten. (id., Bd. IV.).
1878. HATSCHKE. Studien über Entwick. gesch. der Anneliden. (*Zool. Inst. Wien.*, p. 277.).
1879. TAUBER. Annulate danica, Kjobenhaven.
1880. LEIDY (J.). Notice of some aquatic worms of the family Naïdes. (*Amer. Naturalist*, V. 14.).
1882. VON KENNEL (J.). Ueber *Ctenodrilus pardalis* Clap. (*Zool. Inst. Würzburg*, Bd. V.).
1883. BÜLOW. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. LIX.).
1883. — Ueber Theilung und Regeneration bei Wurmern. (*Arch. für Naturgesch.*, Jahrg. 49.).
1883. ZEPPELIN. Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos*. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. XXXIX.).
1884. VEJDOVSKY (Fr.). System und Morphologie der Oligochaeten, (Prag.).
1885. CARRIÈRE (J.). Die Sehorgane der Thiere. (München und Leipzig.).
1885. HATSCHKE. Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. (*Arch. Zool. Inst. Wien*, Bd. VI.).

1886. KLEINENBERG. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIV.).
1887. VON KENNEL (J.). Ueber Theilung und Knospung der Thiere.
1890. VON WAGNER. Zur Kenntniss der ungeschl. Fortpflanzung von *Microstoma*. (*Zool. Jahrbuch*, Bd. IV.).
1891. BOURNE. Not. naïdiform Oligochaeta. (*Quarterly. Journ. mier. Sc.*, T. 6, 9, 26, 27.).
1891. PRUVOT (G.). Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les Syllidés. (*Ass. franç. p. av. Sc. Congrès de Limoges*, 1890).
1892. RANDOLPH (H.). The regeneration of the tail of *Lumbriculus*. (*Journ. Morph.*, VII.).
1893. WAGNER (V.). Einige Bemerkungen über das Verhältniss von Ontogenie und Regeneration, (*Vorlauf. Mitteil. Biol. Centrabl.*, Bd. XIII.).
1893. MALAQUIN (A.). Recherches sur les Syllidiens. (*Mémoires de la Société des Sciences et Arts de Lille*).
1894. KELLER (J.). Die ungeschlechtliche Fortpfl. der Süsswasser Turbellarien. (*Jena Zeitschr.* Bd. XXVII.).
1895. MALAQUIN (A.). La formation du schizozoïte chez les Filogranes et chez les Salmacines. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. 121.).
1896. VON RIEVEL. Ueber die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXII.).
1896. HEPKE (P.). Ueber histo- und organogenet. Vorgänge bei Regener. processen der Naiden. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXIII.).
1896. SCHMIDT (P.-J.). Zur Kenntniss der Gattung: *Aelosoma*. (*Arb. Nat. ges. Petersburg*. Bd. XXVII.).
1896. HEPKE (P.). Zur Regeneration der Naiden. (*Zool. Anzeiger*, Bd. XIX, p. 514.).
1897. VON WAGNER. Zwei Worte zur Kenntniss der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*, (*Zool. Anzeiger*, Jahrg. 20, n° 526, p. 69.).
1897. PERRIER (Ed.). *Traité de Zoologie*, fasc. IV.
1898. VON BOCK. Ueber die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*, (*Jena Zeitschr.*, Bd. XXXI, Heft. 2.).
1899. GALLOWAY. Non sexual reproduction in *Dero vaga*. (*Bull. mus. comp. Zool., Cambridge*, 35.).
1902. WETZEL. Naturl. Theilung von *Chaetogaster diaphanus*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXII.).
1902. HESSE (R.). Untersuchungen über die Organe des Lichtempf. bei niederen Thieren. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 72.).
1902. JANDA. Ueber die Regeneration des Centralnervensystem und Mesoblastes bei *Rhynchelmis*. (*S. B. Bohm. ges. Wiss.*).
1902. BOUNHIOL. Respiration des Annélides Polychètes. (*Annales Sciences naturelles*. T. XVI.).
1903. IWANOW. Die Regeneration bei *Lumbriculus variegatus*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXV.).

1903. MALAQUIN (A.). La morphogénèse chez *Salmacina Dysteri* Huxley. La métamérisation hétéronome. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. 136.).
1903. ABEL (Max). Beiträge zur Kenntniss der Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochaeten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXIII.).
1903. ROSA. Il chlorago tipico degli Oligocheti. (*Mém. Accad. Torino*, T. LII.).
1903. ROSA. Le valvole nei vasi dei Lombrichi. (*Arch. Zool. Neapoli*. T. IX.).
1903. BRETSCHER. Zur Biologie und Faunistik der Wasserbewohnenden Oligochaeten der Schweiz. (*Biol. Centralblatt.*.).
1903. STOLC ANT. Versuche betreffend die Frage ob sich auf ungeschl. Wege die durch mechanischen eingriffe der das Milieu erworbenen eigensch. Vererb. (*Arch. Entw. Mechan.* Bd. XV.).
1904. DITLEVSEN. Studien an Oligochaeten. (*Zeit. Wiss. Z.* Bd. 77.).
1905. WAGNER. Reparationprocesse bei *Lumbriculus variegatus*. (*Zool. Jahrb. Arb. f. Anat. und. Ontog.*, Bd. XIII et XXII.).
1906. PIGUET (Emile). Naïdidées de la Suisse française. (*Revue suisse de zoologie.*).
1907. MALAQUIN (A.). L'histogénèse dans la reproduction asexuelle des Annélides. Origine et formation de l'Epiderme. (*C. R. Assoc. des Anatomistes*, 9^e réunion, Lille.).
1909. PIGUET (Emile). Observations sur les Naïdidées. (*Revue suisse de Zoologie.*).
1909. DALLA FIOR. Fortpflanzung von *Stylaria lacustris*. (*Zool. Inst. Wien*, Bd. XVII.).
1909. MICHAELSEN (W.). Oligochaeta (in : « Die Süßwasserfauna Deutschlands » von P^r BRAUER, Heft 13).
1909. COMBAULT. Respiration et circulation des Lombrics. (*Journal. Anat. Phys. Paris*, 45^e année)
1909. STERLING. Das Blutg. der Oligoch. Embr. und histol. Untersuchungen. (*Iena Zeit. Naturw.* Bd. XLIV.).
1909. STEPHENSON. Anatomy of some aquatic Oligocheta from the Punjab. (*Mém. Ind. Museum. Calcutta*, Vol. I, n^o 3.).
1909. ZIELINSKA. Über Regen. v. bei Lumbriciden. (*Iena Zeit. Naturw.* Vol. 20.).
1910. HONIG. Die Neurochorde des *Criodrilus lacuum*. (*Arb. Z. Inst. Wien*, Bd. XVIII.).
1910. KRECKER. Some phen. of Regeneration in *Limnodrilus*. (*Zeit. Wiss. Zool.* Bd. 95.).
1910. MORGULIS. The regul. of the Watercontent in Regeneration. (*Science*, vol. XXXI.).
1911. MALAQUIN (A.). Accroissement et phases sexuelles et asexuelles de la *Salmacina Dysteri* Huxley. (*Zoolog. Anzeiger.*).
1913. PRUVOT (G.). Sur la Structure et la Formation des Soies de *Nereis*. (9^e Congrès international de Zoologie, tenu à Monaco.).
1915. DEHORNE (Lucienne). Relations entre les deux modes de génération des Naïdimorphes. (*Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, n^o 6.).
1916. — La zone de scissiparité chez les Naïdimorphes. (*Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, n^o 1.).
1916. — Contribution à l'étude du genre *Æolosoma*. (*Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, n^o 2.).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Chaetogaster diaphanus, *Stylaria lacustris*

Système nerveux et néphridies.

- FIG. 1. Chaîne de *Chaetogaster diaphanus* présentant huit individus, dont une souche et sept zoïdes bourgeonnés. Les chiffres arabes indiquent l'ordre chronologique de formation des zoïdes ; B. = bouche ; A. = anus ; Ph. = pharynx. (Grossie 10 fois environ.)
- FIG. 2. *Stylaria lacustris*. L'extrémité postérieure bourgeonne mais aucune zone de scissiparité n'est encore apparue. (Grossie environ 10 fois.)
- FIG. 3. Coupe transversale (1 μ) de la région glandulaire de la néphridie de *Chaetogaster diaphanus* (gr. : 1200 d.) Les canaux intracellulaires sont limités par une mince membrane et le protoplasme qui l'avoisine est finement granuleux et très colorable ; N. = néphridie ; c. n. = canal intracellulaire.
- FIG. 4. Coupe longitudinale dans la néphridie d'un zoïde de *Chaetogaster diaphanus* ; le zoïde ne possède que les cinq segments sétigères donnés par la zone de bourgeonnement antérieur (a.) Grossissement : 315 d.
- FIG. 5. Néphridie à un stade moins avancé, montrant un canal intracellulaire à limites régulières ; gr. : 315 d. Coupe longitudinale.
- FIG. 6. Coupe dans l'épiderme de la *Stylaria lacustris* (gr. : 1800 d.) montrant des cellules tactiles dont le cytoplasme pénètre jusque dans la cuticule ; ce cytoplasme est de nature vacuolaire et le noyau n. se trouve à la base de la cellule ; ces caractères rappellent beaucoup ceux des cellules visuelles chez lesquelles le noyau est aussi plus volumineux que celui des cellules épidermiques voisines. Le prolongement cellulaire basal traverse la basale de l'épiderme, puis la musculature du corps et aboutit à un ganglion intermédiaire, le ganglion tactile, qui est constitué par un certain nombre de cellules bipolaires comme chez *Ch. diaphanus* (Pl. III, fig. 1). Epaisseur de la coupe : 2 μ .
- FIG. 7. Coupe oblique du lobe antérieur d'une des deux masses cérébroïdes montrant la structure alvéolaire du disque réfringent (o. c.), chez *Ch. diaphanus*, grossissement : 1600 d. ; f. p. = substance fibreuse centrale ; c. gg. = cellule ganglionnaire ; j. = enveloppe conjonctive ; m. c. p. = muscles cérébro-pariétaux ; c. mp. = cellule multipolaire ; m. n. d. = muscles neuro-dorsaux.
- FIG. 8. Coupe sagittale du pont cérébroïde. (*Ch. diaphanus*.) On aperçoit en c. gg. la cupule brillante qui coiffe le lobe médian et qui est formée par de grosses cellules ganglionnaires. L'enveloppe conjonctive (j.) se confond avec le revêtement péritonéal (p.) du vaisseau dorsal (v. d.). Le pont cérébroïde est entièrement formé de substance fibreuse.
- FIG. 9. Racine de la fibre nerveuse qui unit le ganglion tactile au cerveau, chez *Ch. diaphanus* ; C. mp. = grosse cellule multipolaire. La fibre est nue et présente à la périphérie des grains peu chromophiles qui indiquent les limites des éléments centraux dans les coupes transversales des centres nerveux. Epaisseur de la coupe : 1 μ . grossissement : 1600 d.
- FIG. 10. Coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale de *Ch. diaphanus* au niveau d'un renflement ganglionnaire ; m. n. l. = fibres du cadre musculaire neuro-intestinal.
- FIG. 11. Coupe sagittale de l'extrémité postérieure d'un *Ch. diaphanus* montrant la formation de la chaîne nerveuse ; c. gg. = cellules ganglionnaires jeunes se transformant en éléments centraux ; e. c. = un premier degré de cette transformation : disparition de la membrane nucléaire et répartition de la chromatine en petits corpuscules de faible colorabilité, accumulés à la périphérie de l'élément ; e. c'. = le nucléole subit à son tour la désagrégation, c. gg'. = cellule ganglionnaire simple devenue multipolaire ; m. n. d. = fibres musculaires neuro-dorsales ; D = dissémination en formation ; M. = musculature du corps ; c. = cellule épidermique modifiée en fibre circulaire Grossie 1600 fois.
- FIG. 12. Coupe de la chaîne nerveuse de *Stylaria lacustris*, dans la région bourgeonnante. Grossissement : 1600 d. c. gg. = groupe de cellules ganglionnaires à la base d'un nerf ; c. m. = grosse cellule musculaire de la musculature neuro-dorsale (néoblaste de RANDOLPH = cellule chordale de SEMPER) ; j. = cellules conjonctives ; s. n. = sillon neural subdivisé en trois canaux secondaires par des mailles conjonctives Grossie 1800 fois environ.
- FIG. 13. Coupe sagittale de l'organe visuel de la *St. lacustris* : c. v. = cellules visuelles ; pig. : cellules de la gouttière pigmentaire ; c. = cellules épidermiques ; cut. = cuticule légèrement amincie au niveau de l'œil. Grossissement : 1800 d.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Les hybrides de greffe.

Géologie. — Le Boulonnais.

Vu et approuvé.

Paris, le 17 Juin 1916.

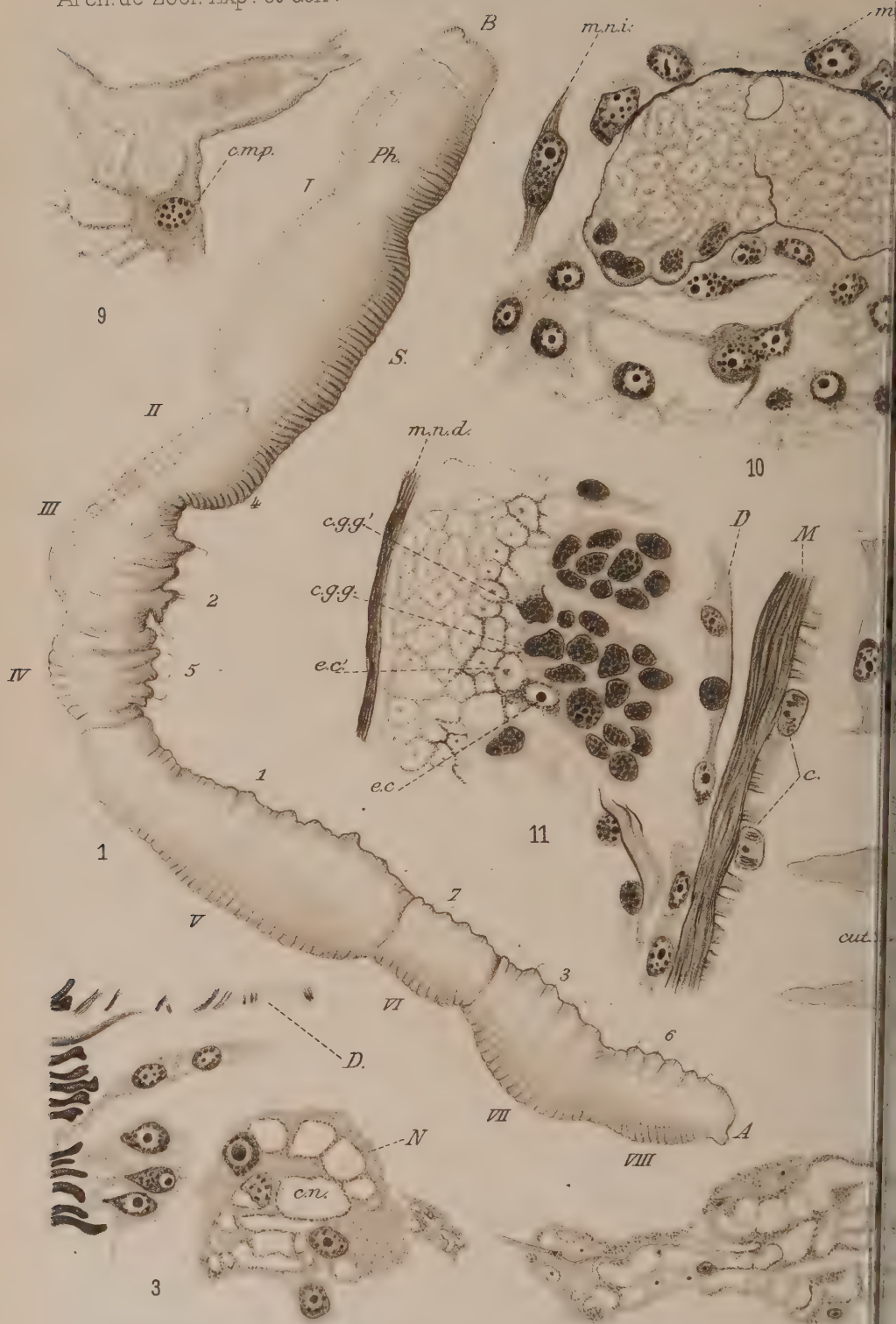
LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :

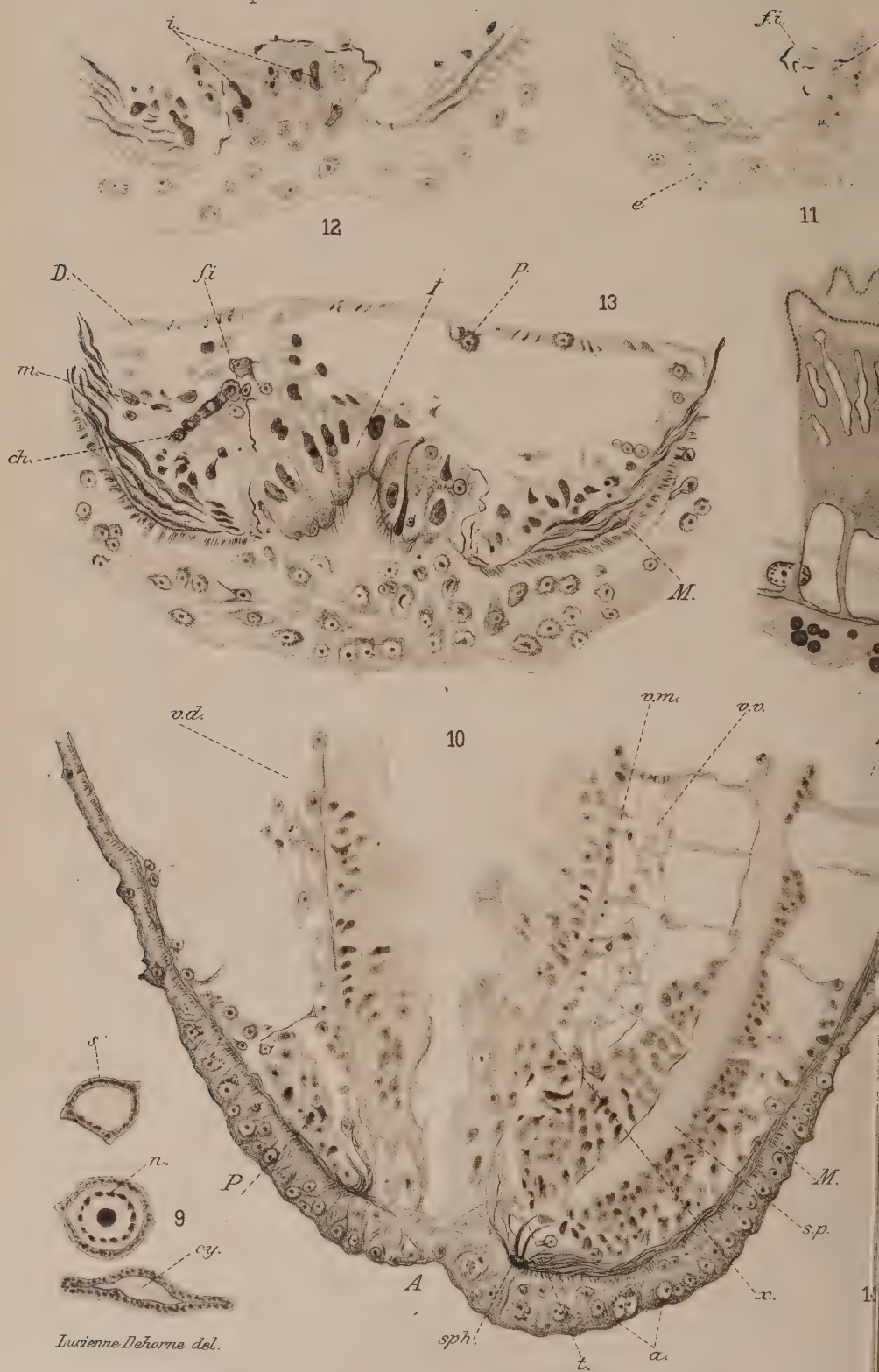
LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

L. LIARD



Lucienne Dehorne del.





Lucienne Dehorne del.



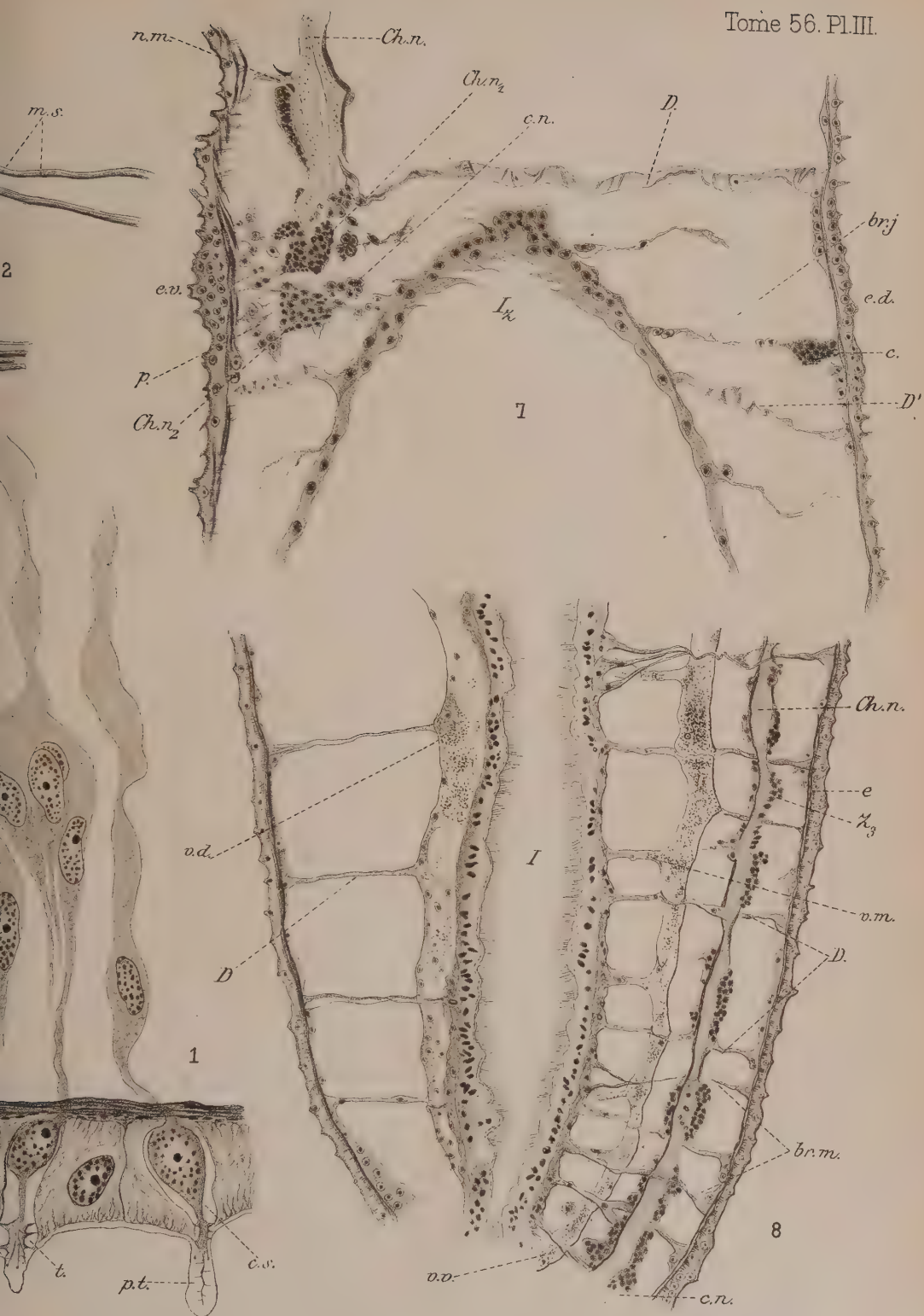
Lafontaine

Boisgontier lith.





Lucienne Dehorne del.



Boisgontier lith.

